

臺灣產溫帶溯河魚類播遷機制與移棲路徑之研究(II)

謝英宗

Ying-Tzung Shieh

國立臺灣博物館展示企劃組

摘要：鮭魚是產於溫帶的溯河魚類，位處亞熱帶的臺灣，理論上應該不會有鮭魚生存才對。前人研究指出臺灣鮭魚應原係太平洋洄游性魚類，在冰河時期，因海水水面下降、水溫降低，使得北方櫻花鉤吻鮭族群往南播遷而被陸封於臺灣，本文的目的在討論臺灣鮭魚播遷的可能機制及其移棲之路徑。

關鍵詞：臺灣鮭魚、冰河期、古氣候、古地理

前言

自 1917 年青木起雄報導臺灣出產鮭魚以來，雖然學名多次變動(Oshima, 1919; Jordan and Oshima, 1919; Oshima, 1934, 1935; Behnke, 1959; Behnke et al., 1962; Ho and Gwo, 2010)，但牠是太平洋鮭屬(*Oncorhynchus*)的成員應無疑義。

鮭魚是溫帶魚類，只有在水溫攝氏 17 度以下的溪流中才能生存。臺灣位處亞熱帶，東部海域有溫暖的黑潮洋流經過，因此臺灣四周海域夏季表層海水平均溫度可達攝氏 26~28 度，即使是冬季，表層海水平均溫度仍可達攝氏 20 度以上，同樣的臺灣河川下游夏季的水溫也多高於攝氏 17 度以上，這樣的海水和溪流的水溫，即使鮭魚想游來臺灣也活不下來。

生物循跡的內在生理機制

候鳥如何往返遷徙棲地？生物如何循跡返巢？鮭魚又如何洄溯到原生地交配？科學家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? 若要在水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。

溫帶魚類往南拓遷的環境機制

那麼臺灣的鮭魚到底是怎麼來的呢? 科學家一致認為鮭魚是冰河時期來到臺灣的, 這個觀點應無疑義, 因此牠們也被稱為「孑遺生物」。根據科學家的研究, 距今約二萬年前的末次冰期極盛期, 以南極冰芯的古氣候紀錄來看(圖 1), 上次冰期極盛期(Last Glacial Maxima, LGM)和全新世暖期(Holocene Maxima)全球平均溫度相差約攝氏 8 度來計算(Petit *et al.*, 1999), 因為大量的液態水結成固態的冰, 全世界的冰層包括了南北半球高緯度地區的冰層和高山的冰河面積大量擴張, 因此使得當時的海平面比現在下降了大約 120 至 130 公尺(圖 2)。上次冰河期時, 受到全球平均溫度降低和海平面下降使東海陸棚成為陸化(圖 3)的雙重影響, 臺灣東部溫暖的黑潮洋流也遠離了臺灣(圖 4)。根據科學家的研究, 上次冰河期時臺灣附近海域八月(夏天)的海水表層平均溫度大約比現在下降攝氏 6~8

度，來到攝氏 20~25 度左右(圖 5)，因此臺灣東部冬季的海水表層平均溫度就有機會降到適合鮭魚生存的攝氏 17 度以下，讓鮭魚有機會從北方來到臺灣。

鮭魚進入臺灣河川的可能路徑

當鮭魚來到臺灣時，也許只有大甲溪的水質氣味最接近牠們出生地的河川，因此只選擇大甲溪上游做為牠們溯河產卵的母親河，但另外有一種可能是冰河期時來到臺灣的鮭魚有可能廣泛散佈在臺灣各地的大小河川中，包括了大甲溪、大安溪、淡水河和蘭陽溪等，甚至可能連琉球群島或中國大陸的河川中都有牠們的身影。但當全球平均溫度逐漸上升，冰河日漸消退，低緯度地區의河川水溫也逐漸上升，當溪水溫度超過鮭魚可以生存的攝氏 17 度時，有些鮭魚可能會往更高海拔水溫更低的河川上游移棲，而中下游的鮭魚則回到北方較冷的溪流和海域不再回來了。位處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 17 度的平均水溫。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，因此，最終只有大甲溪上游的河段，包括七家灣溪、高山溪、司界蘭溪、南湖溪、合歡溪、有勝溪河段的河床坡度比較平緩、水溫冷冽、植被茂密等原因、適合鮭魚的棲息和繁殖，所以只有這些河段有鮭魚存留下來。因為和臺灣差不多同緯度的中國大陸和琉球群島的河川上游海拔高度不夠高(圖 6)，溪水溫度無法低於適合鮭魚生存的 17 度以下，所以這些河川在冰河消退後就沒有鮭魚留下來了。

結論

筆者曾提出的假說認為地球磁場強度減弱，讓包括鮭魚這類遷徙性的動物失去定向能力，配合冰期時大尺度的氣候變化，讓亞熱帶的臺灣有夠低的水溫讓溫帶的鮭魚得往南拓殖的機制，配合生物內在的循跡生理機制，讓鮭魚這種溫帶魚類有機會往南播遷到亞熱帶的臺灣。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，最終種化為臺灣特有鮭魚。

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－緒條數目。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.
- 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.

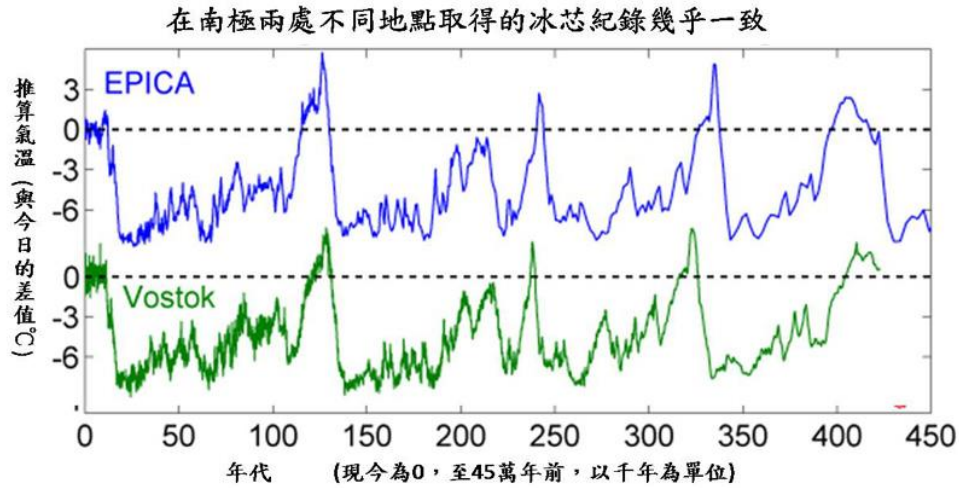


圖 1.南極冰芯的古氣候紀錄。

更新世冰河期

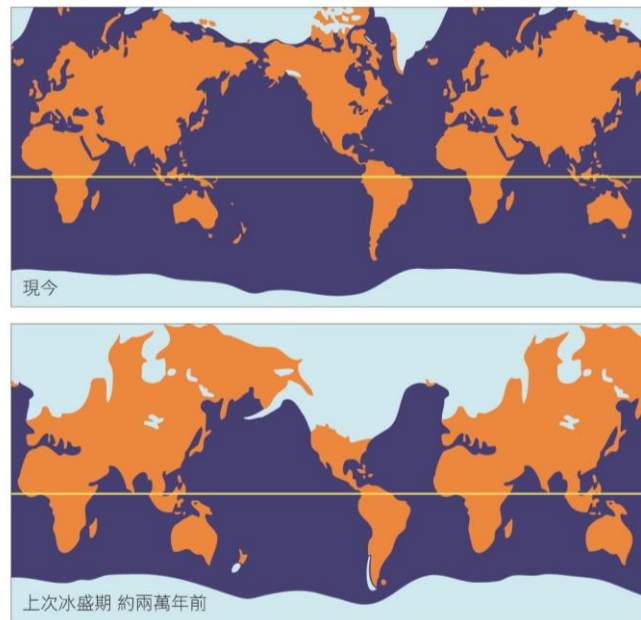


圖 2.上次冰盛期與現今海岸線之比較。

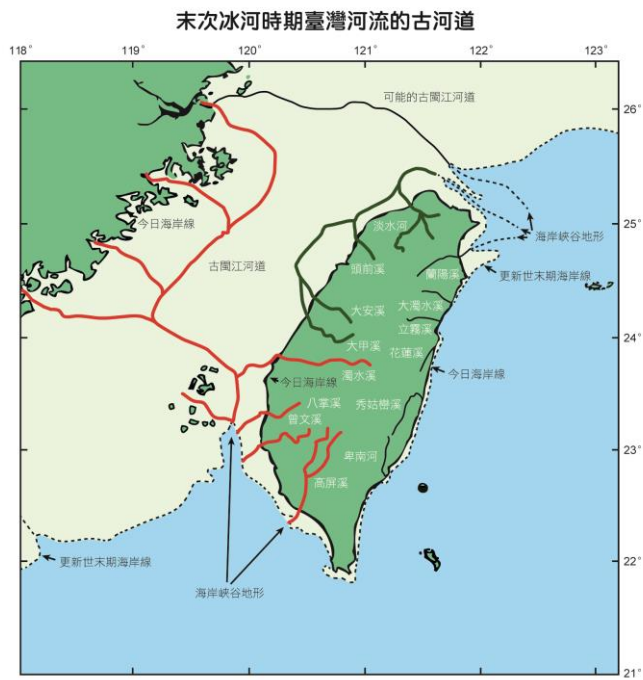


圖 3.冰期時海平面下降使東海陸棚陸化。

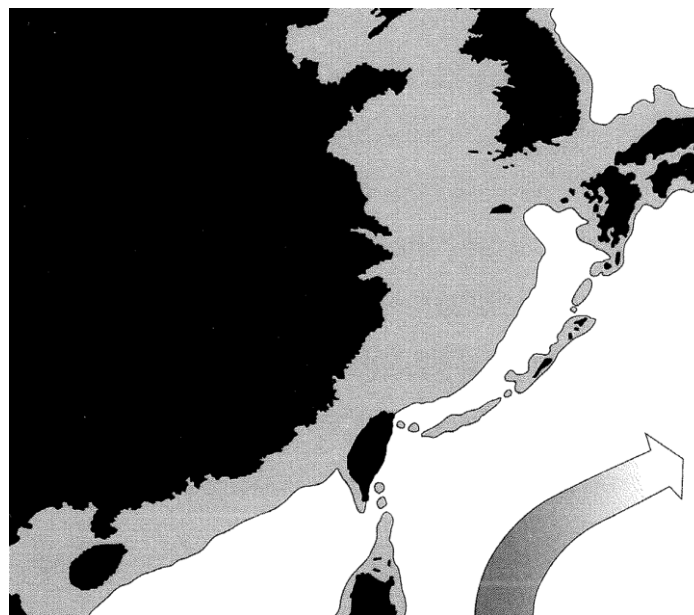


圖 4.冰期時臺灣東部溫暖的黑潮洋流遠離臺灣。

末次冰期全球海洋溫度與現今之差異 (°C)

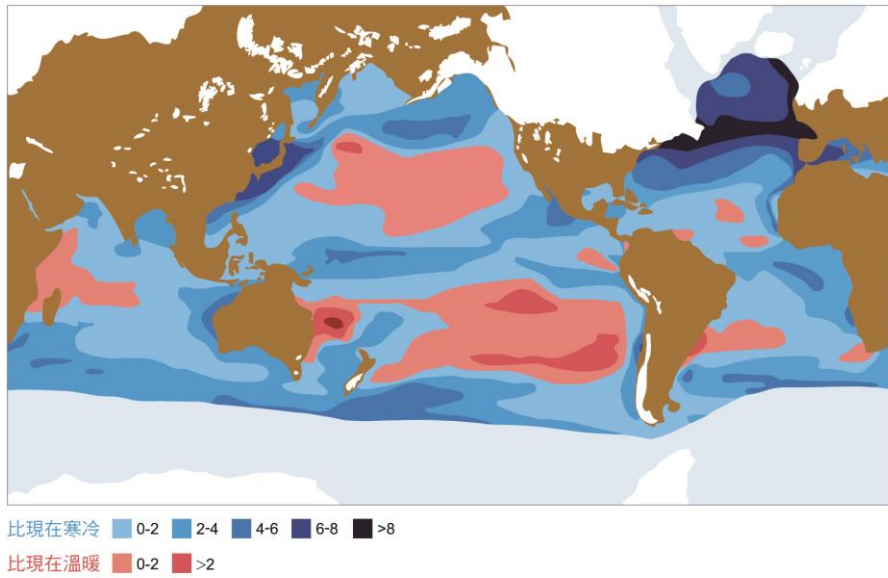


圖 5.末次冰期全球海洋溫度與現今之差異。

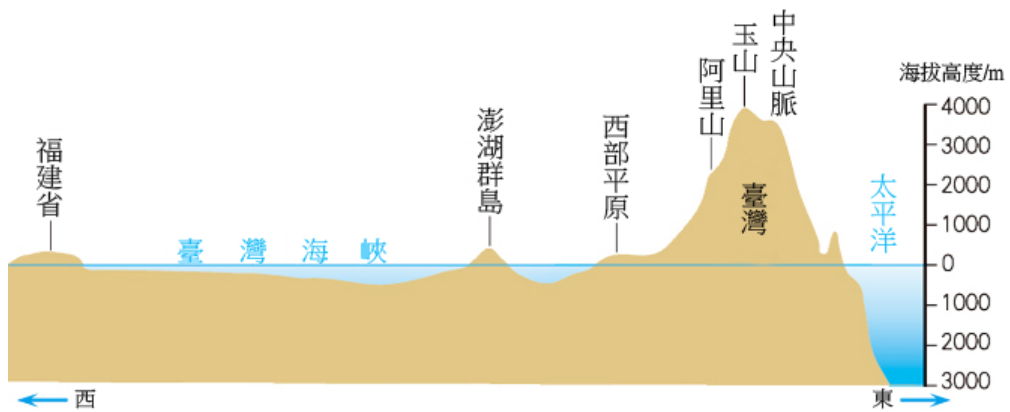


圖 6.與臺灣相同緯度之地形剖面。