

# 臺灣沿岸魚類— 黑鯛屬魚類家族的故事

The Story of *Acanthopagrus* Complex Fish in the Coastal Waters of Taiwan

徐德華 郭金泉 國立臺灣海洋大學水產養殖系

Hsu, Te-Hua Gwo, Jin-Chywan

Department of Aquaculture, National Taiwan Ocean University, Keelung, TAIWAN

馬來半島陸生動物的分布，在生物地理學著名的華萊士線 (Wallace line, Wallace's line) 之東西兩側，有明顯差異。海洋生物是否也存在華萊士線呢？

臺灣周遭海域若以澎湖和臺灣東北角連成一線，將臺灣海域劃分為南北，臺灣南北之魚相，特別是顯著種顯著不同，是否能視為一條海洋華萊士線呢？

## 前言

鯛科 (Sparidae) 魚類隸屬鱸形目 (Perciformes)，廣泛棲息於赤道上下南北緯40度以內，熱帶及溫帶沿岸水域之底棲性魚類。由於顏色艷麗、滋味鮮甜、體形姿態優雅，自古即是全球沿海國家高經濟價值之魚獲標的，重要的水產資源。全球鯛科已知6亞科34屬110個物種，臺灣周遭海域至目前為止共發現3個亞科：黃鯛亞科 (Denticinae)、真鯛亞科 (Pagrinae) 與鯛亞科 (Sparinae) 共6個屬12個物種，其中又以隸屬於鯛亞科的 *Acanthopagrus* (黑鯛屬、棘鯛屬) 囊括6個物種 (全球至2013年已知有20個有效種，西北太平洋最多有6種)，種類最多。*Acantho* 源自希臘語 *akantha*，意為「棘」；*pagrus* 源自希臘語 *pagros*，意為「鯛」。英文多以 *seabream*、*sea bream* 或 *porgy* 稱之。黃鯛亞科和真鯛亞科體色偏紅，棲息於較深的海水域；鯛亞科則體色偏黑多活動於淺海與半鹹水 (汽水) 域。雜食性鯛科魚類主以底棲甲殼類、軟體動物、棘皮動物、藤壺及多毛類為食，故其特徵以牙齒形狀和頷骨最顯著，依臼齒之有無和數目可用以區分黃鯛亞科、真鯛亞科與鯛亞科。黃鯛亞科沒臼齒，真鯛亞科兩側側方具2列臼齒、鯛亞科特徵是上頷前端具3對犬齒，兩側側方具3列以上臼齒，且頷骨最發達。臺灣鯛科魚類也大抵依其體色可分成紅

色與銀黑色兩系群，黑鯛屬歸類於銀黑色系群，但其體色易受生活環境影響而發生變化。

黑鯛屬喜棲息於河口、內灣等半鹹水 (汽水) 較淺的砂泥底質或多岩礁的沿岸淺海域。其在東北亞太平洋之分佈—北起俄羅斯遠東沿海州、日本北海道南部以下沿海、朝鮮半島、中國，南至中越邊界，其中又以臺灣擁有6個物種居冠；除了黃鰭鯛 (*Acanthopagrus latus*) 臺語俗稱赤翅仔，黑鯛 (*Acanthopagrus schlegelii*)、臺灣灰鰭鯛 (*A. taiwanensis*)、琉球黃鰭鯛 (*A. chinshira*)、琉球黑鯛 (*A. sivicolus*) 和太平洋灰鰭鯛 (*A. pacificus*)，臺語俗稱都叫黑格。而分布於北半球高緯度的黑鯛是黑鯛屬中研究較多最具代表性的物種。

黑鯛 (臺語俗稱正黑格) 體高而側扁，體呈橢圓形，背緣隆起，腹緣圓鈍。前端尖 (圖1)。口端位；上下頷約等長；上頷前端具犬齒2-3對，兩側具臼齒4-5列，下頷前端具犬齒2-3對，兩側具臼齒3列。體被薄櫛鱗，背鰭及臀鰭基部均具鱗鞘，基底被鱗；側線完整，側線至背鰭基底中點間有5.5列鱗 (橫列鱗數 TRac)。背鰭單一，硬棘部及軟條部間無明顯缺刻，硬棘強壯，第IV或V棘最長；臀鰭小，與背鰭條部同形，第II棘強大；胸鰭長於腹鰭；尾鰭叉形。體色灰黑具銀色光澤，有若干不太明顯之暗褐色橫

帶。除胸鰭為橘黃色外，其餘各鰭均為暗灰褐色；側線起點近主鰓蓋上角及胸鰭腋部各一黑點。以往分類上曾爭辯體側有(*A. schlegelii czerkii*)、無(*A. schlegelii schlegelii*)橫帶的兩種亞種形態型(morphotype)到底是屬於兩個獨立的物種？或是同一個物種？近年中國研究者採用粒線體DNA(Mitochondrial DNA, mtDNA)序列對中國沿海的黑鯛進行了分子系統學研究，證實體側有無橫帶的黑鯛是同一物種的不同形態型。因此，黑鯛的有效種名應是*Acanthopagrus schlegelii*(Bleeker, 1854)，其餘命名種均是它的同物異名；中文學名為黑鯛(中國也稱之黑棘鯛)。

黑鯛是鄰接式雌雄同體(sequential hermaphrodites，同時具有雄性精巢和雌性卵巢的生殖器官，且雄的性狀和雌的性狀出現的時間有先後)，會性轉變—先雄後雌(protandry)，在2歲以前精巢發達成熟而卵巢不發育，幾全為雄性，其後精巢萎縮而卵巢成熟才轉變為雌性。廣鹽性魚類主要棲息於近岸水深不超過50公尺的淺海地帶，有時會深入淡水區域。喜藏身於岩礁或泥沙底質近岸海域、砂泥底之潟湖、內灣等汽水水域，偶爾在河口淡水區亦有發現。雜食性以底棲甲殼類、軟體動物貝類、棘皮動物、多毛類及藻類為食。廣溫性魚類生存水溫為3~30℃，臺灣全年均產；行河海兩域(側)洄游(amphidromous)，繁殖季節在每年的1月到4月水溫20℃前後，以3月最盛，深夜在淺海水域(鹽度濃度千分之30以上)集體群聚追尾交配，同一尾魚在產卵季節分批多次產卵，每公斤種魚可產卵50萬粒，一年產卵量可達百萬。產透明、浮性、分離受精卵，孵化時間約2天，孵化後仔魚隨波被動漂流擴散，約22天後身長1公分成變態仔稚魚開始群聚在淺海碎波帶，主動做接岸洄游，移動到近岸及河口區育幼場著底，攝食索餌，成長於廣鹽性水域(圖2)，一般3月開始即可在臺灣沿海包括河川捕撈到魚苗。黑鯛是鯛科家族中

對污濁水質容忍性最強的魚類，膽怯多疑、狡黠警戒性高、行動敏捷。由於黑鯛對環境之適應能力和抗病力強(耐操)，可在人為圈養環境馴化自然產卵，產卵量大，產量穩定又可完全養殖，目前已是臺灣重要的遊釣和養殖魚種之一。臺灣西南及南部地區，以及澎湖離島等地均有養殖。目前市場所見的黑鯛大多是來自養殖漁塢，種苗來源穩定，所以也是臺灣各縣市政府每年海域放流的重要魚種，臺灣由2002年至2011年共累計放流744萬尾黑鯛，居放流魚種數量的第二位。

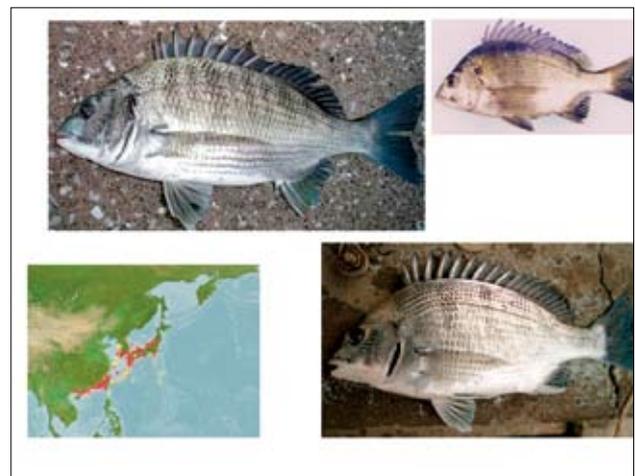


圖1 黑鯛的有效種名應是*Acanthopagrus schlegelii*(Bleeker, 1854，中文學名為黑鯛(中國也稱之黑棘鯛))。體側有無橫帶的黑鯛是同一物種的不同形態型。在東北亞太平洋之分佈—北起俄羅斯遠東沿海州、日本北海道南部以下沿海、中國、朝鮮半島，南至中越邊界(紅色部份)。

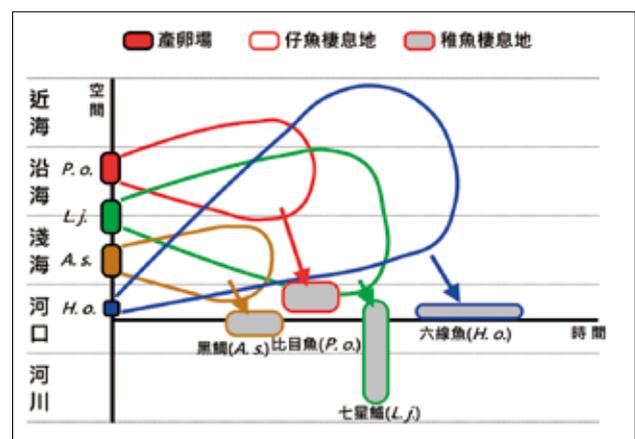


圖2 黑鯛行河海兩域洄游，在淺海水域交配，浮性分離受精卵與孵化後仔魚隨波漂流擴散，約22天後變態仔稚魚開始群聚在淺海碎波帶，主動做接岸洄游，移動到近岸及河口區育幼場著底，攝食索餌，成長於廣鹽性水域。(徐德華 繪製)。



## 臺灣海域有幾種黑鯛屬魚類？

早期臺灣鯛科魚類系統分類的研究多集中於以傳統形態、解剖和生態特徵作鑑種和命名工作。其後鑑於海洋環境急速污染，棲息地嚴重破壞，以及過度捕撈，導致臺灣天然黑鯛資源急劇衰減，種質資源企待保護與資源之恢復迫在眉睫，臺灣漁政單位始於2000年起將栽培漁業規畫為未來臺灣沿岸漁業發展方向。然而瞭解物種族群(population, 種群)的遺傳結構是評估資源現狀，制定野生群體保護與恢復策略，實施養殖群體種質遺傳改良的重要前提。種群(population)是指在一定時間內佔據一定空間的同種生物的所有能互相交配生產正常子代的個體，魚類種群是漁業資源管理的基本單位，為了評估、管理、保護所培育的資源，以及更加有效地保護和利用，自1990年代臺灣才開始分析臺灣周遭海域黑鯛屬主要分佈區域(臺灣本島西部沿岸—福隆、淡水、梧棲、臺西、東港、與外島澎湖海域)中天然黑鯛屬群體的粒線體D-loop區序列，展開種間親緣關係與族群遺傳結構的研究。1990年代中研院李信徹研究室以同功異構酶及粒線體DNA首先確認臺灣四周海域有4種黑鯛屬物種：黃鰭鯛(*A. latus*)、黑鯛(*A. schlegelii*)、灰鰭鯛(*A. berda*)及澳洲黑鯛(*A. australis*)。雖然號稱澳洲黑鯛是在臺灣海域意外發現的新紀錄種，但現已鑑定且證明其應是琉球黃鰭鯛(*Acanthopagrus chinshira*)之誤。在族群遺傳結構上則發現(a)臺灣周邊海域之黃鰭鯛及黑鯛，無明顯的遺傳結構和遺傳歧異度，應屬於單一族群；但北部福隆海域之黃鰭鯛及黑鯛之遺傳變異高於其它地區。因此建議在實施資源管理及栽培漁業時，應將福隆與非福隆其它地區視為兩個亞族群(sub-population、地方種群、系群)為宜。(b)養殖黃鰭鯛及養殖黑鯛所生產子代之遺傳變異，已明顯小於野生樣本；因此，養殖及放流所需之種苗應由野

生種魚來生產，且野生種魚之數量愈多愈佳；(c)棲息於南部屏東大鵬灣的灰鰭鯛之遺傳變異與南部其它地區灰鰭鯛間之差異非常顯著，應視為兩個截然不同的族群(注：後來由日本研究者證實此屏東大鵬灣的灰鰭鯛(*A. berda*)實為另一新種—臺灣灰鰭鯛(*Acanthopagrus taiwanensis* Iwatsuki & Carpenter, 2006)。至此吾等方對臺灣周遭沿海黑鯛屬家族的成員、群體遺傳結構、遺傳多樣性與歧異度有一初步瞭解，為臺灣黑鯛屬資源保護、種質改良和開發利用提供科學數據，也為臺灣評估爾後增殖放流效果及其對黑鯛遺傳多樣性影響提供背景資料。

2000年以後日本研究者在北太平洋海域陸續發現3個新紀錄物種：臺灣灰鰭鯛(*A. taiwanensis*)、琉球黃鰭鯛(*A. chinshira*)，及琉球黑鯛(*A. sivicolus*)並命名之；臺灣灰鰭鯛的模式標本甚至是2005年採樣自臺灣南部東港魚市場。臺灣沿岸黑鯛屬物種有必要重新檢視並與新紀錄物種比較，因此2000年代國立臺灣海洋大學筆者研究室對臺灣周遭海域黑鯛屬物種重新進行密集的採樣，從形態(外部鱗列尤其是橫列鱗數TRac、臀鰭顏色、精子微細構造和特性、卵門)及分子(核DNA與粒線體DNA)鑑定雙管齊下，並進行物種間人工受精實驗，研究其演化與親緣關係，彌補填充此空白。以形態或用分子形質探討分類與演化問題各具優缺點，孰優孰劣自古即有爭論；然而結合形態與分子形質資訊卻可收互補之效，能對生物的演化提供最佳的解釋。研究室團隊驚訝的發現，臺灣海域起碼有6種在形態及分子上皆可辨識的黑鯛屬物種(圖3)。過去李信徹研究室依據測量形質使用數值分類學之表型聚類，與依據同功異構酶及D-loop粒線體DNA所獲得的親緣關係樹不吻合，黑鯛屬4種物種出現不同的分類系統。但吾等依據形態(精子粒線體的數目、大小、橫列鱗數(TRac)計數形質、活體臀鰭體色)與核DNA分

子(擴增性片段長度多型性、Amplified Fragment Length Polymorphism 簡稱AFLP)兩種形質分類鑑定臺灣周遭海域黑鯛屬複合家族(black seabream complex)六個物種，卻獲得一致的結果與架構圖(topology)(圖4)。黑鯛(*A. schlegelii*)的計數形值最多(橫列鱗數5.5、精子粒線體數目5)，而太平洋灰鰭鯛(*A. pacificus*)計數形值最少(橫列鱗數3.5、精子粒線體數目2)(圖5)；6個物種：黑鯛(*Acanthopagrus schlegelii*)、臺灣灰鰭鯛(*A. taiwanensis*)、琉球黃鰭鯛(*A. chinshira*)、琉球黑鯛(*A. sivicolus*)、黃鰭鯛(*A. latus*)、太平洋灰鰭鯛(*A. pacificus*)巧妙的以此二計數形值依次順序排列，彼此又櫛比鱗次錯開，並且不論以形態計數形質或以分子(AFLP核DNA)形質，兩者都獲高度顯著統計結論的支持。以cytochrome b(細胞色素b)粒線體DNA重建的架構圖和依據AFLP和重建的架構圖大致一致(圖6)，僅改變了臺灣灰鰭鯛(*A. taiwanensis*)與琉球黃鰭鯛(*A. chinshira*)的相對位置，吾等推論可能是因為兩基因組(核DNA與粒線體DNA)之變異速率不同；此外，依據cytochrome b 粒線體DNA繪製的架構圖雖然無法區分琉球黑鯛(*A. sivicolus*)與黑鯛(*A. schlegelii*)，但同時也顯示兩物種在黑鯛屬複合家族(black seabream complex)內的親緣關係最密切，彼此間藉著種質漸滲(introgression)逐漸種化(speciation)，或許演化時間還不夠長足供完成分化，族群正處於譜系排序支系分化(lineage sorting)的階段。日本研究者也認為琉球黑鯛(*A. sivicolus*)與黑鯛(*A. schlegelii*)彼此的形態與分子形質極度類似。臺灣灰鰭鯛、黑鯛與黃鰭鯛彼此間正反交配都可以產生正常孵化的仔魚，也顯示黑鯛屬複合家族的演化成軍時間還很年輕，採集的樣本也發現有些個體的橫列鱗數不規則很難計算，這些個體很可能是雜交種的後代。日本沿海僅有3種黑鯛屬：黑鯛(*A. schlegelii*)和黃鰭鯛(*A. latus*)分布於日本本島，沖繩群島只有一種琉球



圖3 2000年代海洋大學郭金泉研究室團隊重新對臺灣沿岸黑鯛屬物種進行綿密的採樣，研究團隊驚訝的發現，臺灣海域起碼有6種在形態及分子上皆可辨識的黑鯛屬物種。(徐德華 繪製)

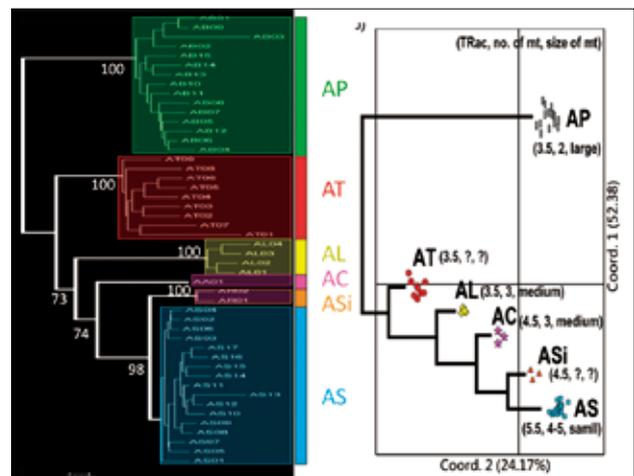


圖4 依據形態(橫列鱗數(TRac)計數形質、精子粒線體的數目、大小)與分子(AFLP核DNA)兩種形質分類與鑑定臺灣周遭海域黑鯛屬複合家族6個物種，獲得一致的架構圖且獲高度顯著統計結論的支持。(徐德華 繪製)

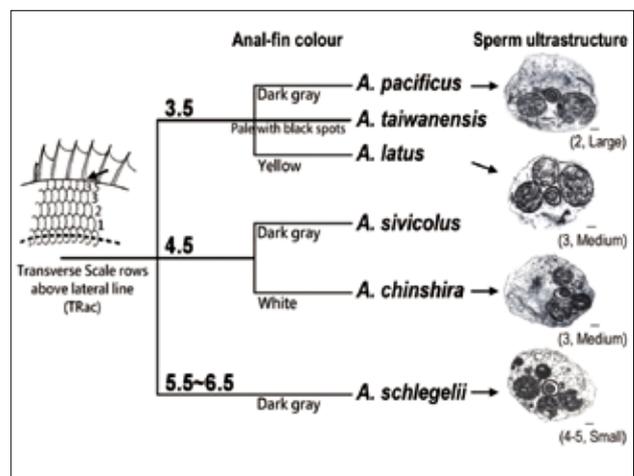


圖5 吾等依據形態(精子粒線體的數目、大小、橫列鱗數計數形質、活體腎臟體色)形質分類鑑定臺灣周遭海域黑鯛屬複合家族(Acanthopagrus black seabream complex)6個物種。(徐德華 繪製)

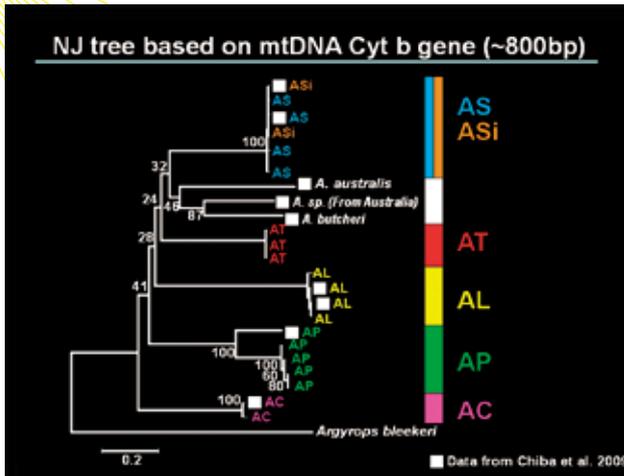


圖6 以cytochrome b(細胞色素b)粒線體DNA重建的架構圖和依據 AFLP 和重建的架構圖大致一致，僅改變了臺灣灰鱈鰻(*A. taiwanensis*)與琉球黃鱈鰻(*A. chinshira*)的相對位置，推論可能是因為兩基因組之變異速率不同；此外，雖然無法區分琉球黑鯛(*A. sivicolus*)與黑鯛(*A. schlegelii*)，但同時也顯示兩物種在黑鯛屬複合家族(black seabream complex)內的親緣關係最密切，彼此間藉著種質漸滲(introgression)逐漸種化(speciation)，或許演化時間還不夠長足供完成分化，族群正處於譜系排序支系分化(lineage sorting)的階段。(徐德華 繪製)

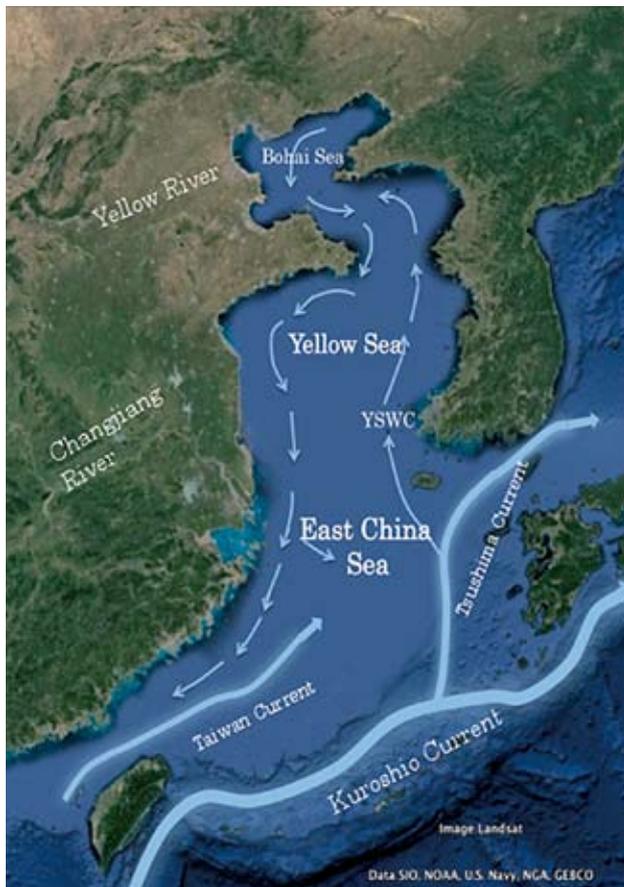


圖7 黑潮沿臺灣東岸北上，通過蘇澳和沖繩與那國島之間的水道流入東海。在陸架外緣和大陸棚陸坡之間流動，在沖繩奄美諸島西北分出對馬暖流分支後，主流右轉向東流，通過吐噶喇海峽(Tokara-kaikyo)北部流出東海，進入日本以南的太平洋海域。

黑鯛(*A. sivicolus*)，沖繩群島和臺灣的蘭嶼都沒有黑鯛(*A. schlegelii*)和黃鰭鯛(*A. latus*)的蹤跡，也沒有真鯛的分布，是尚待解開的一個謎，而流速強，流量大的黑潮可能是幕後最大的推手。黑潮(寬約100公里，深達700公尺左右，表面流速每秒達1公尺)沿臺灣東岸北上，通過蘇澳和沖繩與那國島之間的水道流入東海。在陸架外緣和大陸棚陸坡之間流動，在沖繩奄美諸島西北分出對馬暖流(Tsushima current)分支後，轉向東流，通過吐噶喇(Tokara)海峽北部流出東海，進入日本以南的太平洋海域；再沿日本諸島沿岸流向東北，在本州銚子附近離開陸坡向東流去，成為黑潮續流(Kuroshio Extension)(圖7)。黑潮將沖繩群島與日本本土海洋生物相劃分成兩個不同的海洋生物地理區(圖8)。

海洋魚類由於生活在四通八達的海洋環境，一般不同地理區的群體間不存在明顯的地理隔離；營浮游生活的魚卵、仔魚易受到海流的影響，群體間存在頻繁的基因交流，因此迄今為止的研究結果也多顯示，大多數海洋魚類的種內系統地理格局不明顯，基因譜系結構簡單，在較大地理範圍內遺傳分化較小甚或不明顯。影響海洋魚類分佈與基因流動之因素主要有魚類本身洄游能力、受精卵與仔

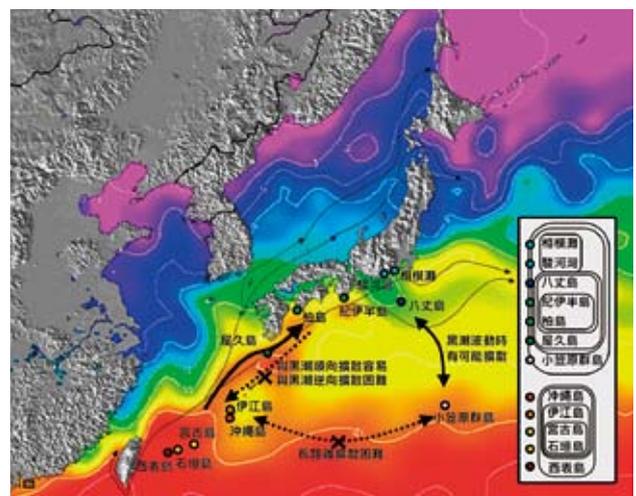


圖8 黑潮將沖繩群島與日本劃分成兩個不同的海洋生物地理區。(徐德華 繪製)

稚魚之擴散能力、地理環境與海流。日本研究者根據物理性標記放流的結果，與考慮海洋構造與地形特徵，將日本周遭沿海200公尺以淺的真鯛(*Pagrus major*)區分成6個主要亞族群(sub-population)：(1)太平洋中部(千葉縣～三重縣)、(2)太平洋南部(和歌山縣～鹿兒島縣佐多岬)、(3)瀨戶內海東部、(4)瀨戶內海中西部、(5)日本海北中部(青森縣～兵庫縣)、(6)日本海西部～東海(鳥取縣～九州～鹿兒島佐多岬)，同一亞族群內再由數個小地方種群組成，彼此隨著季節越冬、洄游、產卵、生育形成數個生活圈(圖9)。但日本谷口順彥研究團隊用微衛星DNA標記方法比較西太平洋8個不同海域真鯛群體的遺傳結構，認為東海、黃海與日本西部沿海真鯛同屬一個亞族群(sub-population)；即使日本6個主要亞族群，由於其基因結構沒有時間空間的隔離現象，亦即沒有發現遺傳差異，甚至可視為同一個種群(圖9)，很可能是部分具高度運動能力的種魚跨出自己的生活圈，與其他生活圈的亞族群交配形成關聯族群(metapopulation)。

臺灣水試所調查發現，90%標識放流的黑鯛種苗在距離放流地點4公里內再捕獲，鯛亞科魚類的受精卵是浮游分離性卵，孵化後到仔稚魚著底約需22天，在此期間黑鯛幼體主要隨著海流漂流與被動擴散。臺灣周遭海域主要受北上之黑潮暖流、南海水團及南下的中國沿岸冷水流，3股海流交會的影響，黑鯛物種可隨這些海流擴散到較遠的距離，臺灣島南北縱長僅約395公里，況且西部沿岸黑鯛主要棲地的地理環境平直單調，缺少阻止黑鯛擴散的障礙，海流促進黑鯛基因頻繁交流，充分混合，因此不難解釋臺灣周遭海域黑鯛群體之間沒有遺傳分化的發生。

中國沿海黑鯛5個主要分佈區域(包括渤海、黃海、東海、南海廣東海域及南海北部灣靠近中越邊界海域)中天然黑鯛群體之遺傳結構，可分成北方

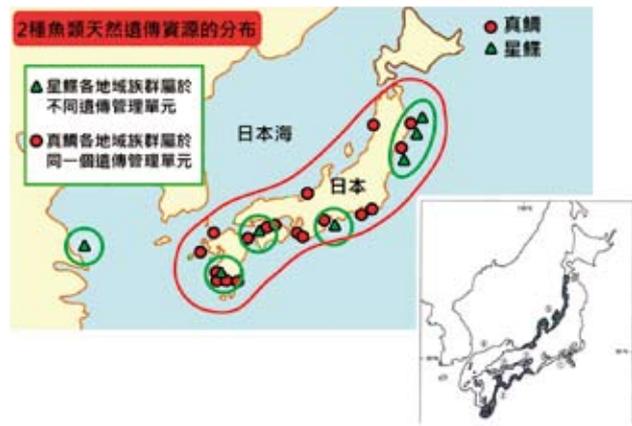


圖9 日本研究者根據物理性標記放流的結果，與考慮海洋構造與地形特徵，將日本周遭沿海200公尺以淺的真鯛區分成6個主要亞族群(sub-population)：1)太平洋中部(千葉縣～三重縣)、2)太平洋南部(和歌山縣～鹿兒島縣佐多岬)、3)瀨戶內海東部、4)瀨戶內海中西部、5)日本海北中部(青森縣～兵庫縣)、6)日本海西部～東海(鳥取縣～九州～鹿兒島佐多岬)，同一亞族群內再由數個小地方種群組成，彼此隨著季節越冬、洄游、產卵、生育形成數個生活圈。但微衛星DNA標記分析結果認為此6個主要亞族群沒有發現遺傳差異，日本沿海真鯛甚至可視為同一個演化顯著單位與管理單元。(徐德華 繪製)

群體(遼寧省營口、山東省嶗山)和南方群體(福建省閩清、廣東省大亞灣、廣西省東興)，南北群體間有顯著的遺傳分化，暗示其間可能存在某種阻止黑鯛南北群體擴散或交流的障礙。中國海岸線冗長，北起中韓界限鴨綠江口，南至中越邊界北侖河口，計約1萬8千公里；且跨越溫帶、亞熱帶和熱帶三大氣候帶，溫度變化頗大。受溫度的影響，不同海域的黑鯛群體產卵季節明顯不同，例如廣東為12月到隔年3月中，福建為3月中～5月初，山東為5月初～6月初，一如日本春天櫻花開花的時序；加上中國沿岸流在每年4～5月受季風影響，由向南流轉為向北流；因此東海以南與黃海以北的黑鯛幼體之間的相互遷移交流受阻。中國研究者推論中國沿海黑鯛的繁育季節的地理變化，以及中國沿岸流流向季節性之變化，導致北方群體(遼寧省營口、山東省嶗山)和南方群體(福建省閩清、廣東省大亞灣、廣西省東興)間有顯著的遺傳分化；但由於中國近海黑鯛群體之間並沒有形成多個單系群，因此可將中國近海黑鯛群體應視為1個種群(population)也即1個演化顯著單位(evolutionarily significant unit)，然應將中國

北方海域與南方海域的黑鯛群體分成2個管理單位 (management unit) 進行分區個別管理。日本科學家也發現棲息於日本(高知、鳥取、三重、廣島、長崎)的野生黑鯛遺傳分化很小，但與對馬海峽一水之隔棲息於韓國麗水的野生黑鯛遺傳分化顯著，日本研究者推論：日本週遭野生黑鯛之遺傳分化很小，可能和黑鯛大量生產的大洋性浮游受精卵及仔稚魚之逢機擴散、成魚善於大範圍洄游的習性有關。但是與日本長崎僅一水之隔，棲息於對岸韓國麗水的野生黑鯛遺傳分化卻顯著，這是否與流經對馬海峽之對馬海流有關，頗值得進一步探討。

中國研究者也發覺中國沿海真鯛 (*Pagrus major*) 可分成4個亞族群 (sub-population、亞種群、地方種群)，南(廣西北部灣、閩南南海)北(東海、黃渤海)各有兩個；南(福建廈門五通漁場)與北(福建平潭牛山漁場)分界點(臺灣海峽中部)雖然地理位置相距不遠，但2個海區真鯛的產卵季節和海流系統完全不同。亦即臺灣海峽的烏丘漁場以南至雷州半島和海南島東部沿海的真鯛同屬「閩南南海地方種群」。10月到12月秋冬之際，五通漁場以南的秋冬季生殖亞種群真鯛先產卵，但此時到隔年3月臺灣海峽東北季風強勁，中國沿岸流從北往南流。春季(4~5月)平潭漁場以北的春季生殖亞種群真鯛後產卵，但4月以後臺灣海峽開始吹西南季風直至9月，中國沿岸流從南往北流，南北種群間紊雜交流的機率不大。4個地方種群受溫度、海流、魚類行為(作深淺移動，鮮少南北洄游)造成遺傳差異。

地處南半球西南太平洋的澳洲也有黑鯛屬家族成員。分布於澳洲南部的布氏棘鯛 (*A. butcheri*) 在淺水水域的鹽楔 (salt wedge: 上層為往外流之淡水，下層則為高鹽份海水沿著海底呈現楔狀沉入河口內) 邊界集體群聚交配(圖10)，澳洲的研究者認為在每個河口域的布氏棘鯛 (*A. butcheri*) 族群獨特，彼

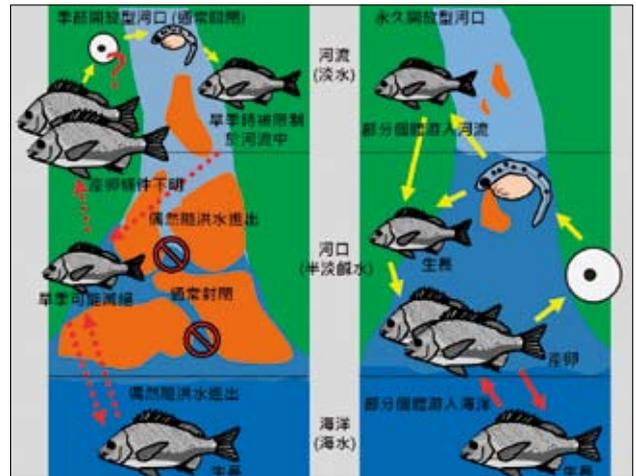


圖10 澳洲南部的布氏棘鯛 (*A. butcheri*) 在淺水水域的鹽楔邊界交配，在每個河口域的布氏棘鯛族群獨特，不同的族群有其各自的產卵場，彼此遺傳分化，在澳洲南部形成數個基因結構差異的不同族群。(徐德華 繪製)

此遺傳分化，形成數個基因結構互有差異的不同族群，且不同的族群有其各自的產卵場。另一主要分布在澳洲東部(長度相當於日本從北海道至沖繩與那國島的距離)海域及半鹹水域的成員澳洲棘鯛 (*A. australis*) 卻是逢機交配單一生殖族群 (Panmitic population) 彼此間沒有發現遺傳差異。在重疊的棲地 *A. butcheri* 和 *A. australis* 兩物種彼此可以自然交配產生可以繁衍後代的雜交種。過去澳洲大陸南端曾與塔斯馬尼亞島 (Tasmania) 相連，可能是造成布氏黑鯛和澳洲黑鯛分化的原因。

所以隨著科技的發展與研究的深入，越來越多的研究結果顯示一些有潛在擴散能力的海洋魚類群體間卻遺傳分化顯著。探討影響海洋魚類群體遺傳結構的因素，也將加深我們對海洋魚類群體間相互關係的認識。同時，這些背景知識也將為海洋生物的保護，例如海洋保護區位置、範圍的規劃提供重要的背景知識。

## 鯛科魚類起源與地理分散

約3億年前開始(古生代石炭紀晚期)，所有的陸地就連在一起成為一個超級大陸—「盤古大陸」

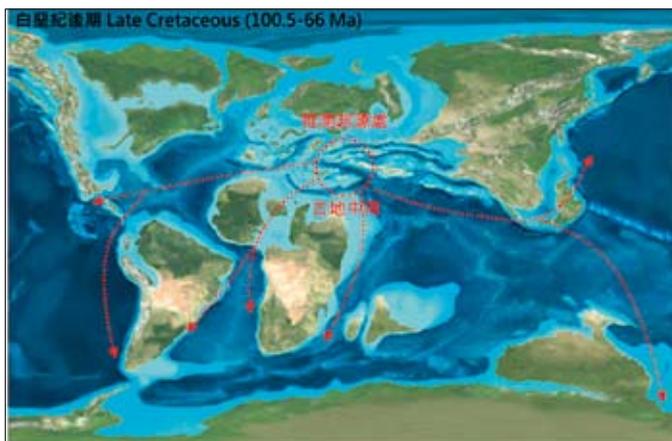


圖 11 依現今鯛科魚類的分布及化石紀錄推測，鯛科魚類應起源自古地中海 (Tethys Ocean)，隨後向美洲、非洲、亞洲四周圍遷移擴散。(徐德華 繪製)

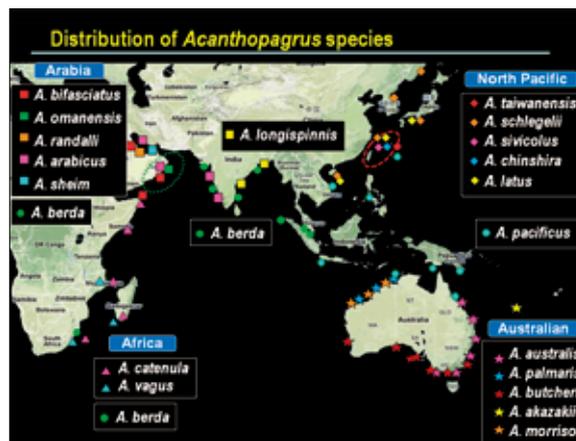


圖 12 黑鯛屬物種分布的地理區域大致可分為印度洋西岸(非洲東岸至阿拉伯半島)、西北太平洋(日本、臺灣至南中國海)及西南太平洋澳洲沿岸。由於地中海及大西洋並無黑鯛屬物種分布，因此顯示黑鯛屬物種的祖先可能在古地中海通道關閉前已棲息於印度太平洋地區，並在通道關閉(漸新世 oligocene)後無法再進入地中海及大西洋海域。(徐德華 繪製)

(Pangaea)，陸地半圈起一個廣大的海洋，稱為「古地中海、古赤道海」(Tethys Ocean)。盤古大陸後來分裂，古地中海沿著赤道貫穿其間，直到新生代才封閉，歷時約兩億年。淺淺的熱帶性古地中海遍佈珊瑚礁是許多熱帶物種的誕生地，日本魚類學家赤崎 正人依現今鯛科魚類的分布及化石紀錄推測，鯛科魚類應起源自古地中海，隨後向美洲、非洲、亞洲遷移擴散(圖 11)，此一觀點又稱為特提斯假說(Tethys hypothesis)。即在白堊紀(Cretaceous)至始新世(Eocene，約 145—55 百萬年前)期間，現今各大洋尚未被大陸隔離，棲息於古地中海中的鯛科魚類之各亞科的祖先可向四周各大洋移動擴散，直到漸新世(Oligocene)約 34—23 百萬年前此一通道封閉，遺留於各大洋的鯛科魚類因地理隔離而進一步分化，形成現今的物種及分布模式。相似的例子在鰻魚(Genus *Anguilla*)祖先種遷徙路徑的假說與現今 19 種物種分布亦得到驗證，然而祖先種婆羅洲鰻是由赤道印度—太平洋(Indo-Pacific)借道古地中海，逆向往大西洋的方向移動及擴散，演化出歐洲鰻和美洲鰻。黑鯛屬物種分布的地理區域大致可分為印度洋西岸(非洲東岸

至阿拉伯半島)、西北太平洋(日本、臺灣至南中國海)及西南太平洋澳洲沿岸(圖 12)。由於地中海及大西洋並無黑鯛屬物種分布，因此顯示黑鯛屬物種的祖先可能在古地中海通道關閉前已棲息於印度太平洋地區，並在通道關閉(漸新世 Oligocene)後無法再進入地中海及大西洋海域。學者以 mtDNA cytochrome *b* 序列建構鯛科魚類 6 個亞科的親緣關係後，推算黑鯛屬物種的祖先是在始新世(eocene)中期(約 44 百萬年前)至漸新世(23 百萬年前)時與其它鯛亞科魚類分化，此與地質事件推估的演化時間相當吻合(圖 13)。

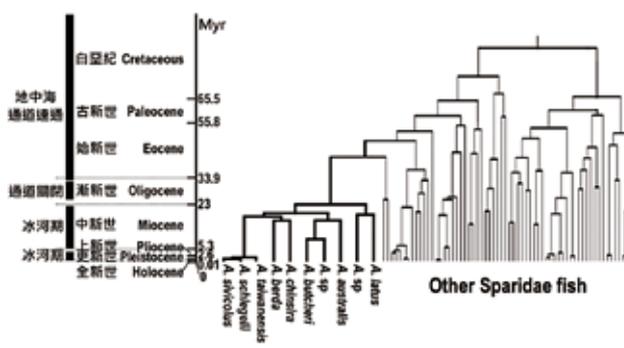


圖 13 學者以 mtDNA cytochrome *b* 序列建構鯛科魚類 6 個亞科的親緣關係後，推算黑鯛屬物種的祖先是在始新世(eocene)中期至漸新世時與其它鯛亞科魚類分化，此推論與用地質事件推估的演化時間吻合。(徐德華 繪製)



## 黑鯛屬物種的演化及生物地理學

起源自古地中海的鯛科魚類為了躲避嚴厲的氣候變遷，部份往東逃難到印度—太平洋，然後再分成南下澳洲北上日本兩支，黑鯛屬即是其中之一。黑鯛屬是一個廣泛且連續分布於印度與太平洋的類群家族，不但同時擁有廣布種及地域種，又有沿海岸分布的特性，是研究海水魚類種化及生物地理學的適當材料。以西北太平洋為例，臺灣灰鰭鯛(*A. taiwanensis*)、琉球黑鯛(*A. sivicolus*)、琉球黃鰭鯛(*A. chinshira*)及黑鯛(*A. schlegelii*)為地域種，分布區域較小，僅侷限於北半球的南中國海至日本沿岸(圖12)。而廣布種如黃鰭鯛複合種群(*A. latus* complex: 包括*A. latus*、*A. longispinnis*、*A. morrisoni*、*A. arabicus*、*A. sheim*)則橫跨南北半球，在印度洋與西北、西南太平洋三大地區皆有記錄(圖12)。日本研究者岩槻 幸雄根據分析採集自越南北部下龍灣、中國海南、北上香港、臺灣、直至日本太平洋與日本海的黃鰭鯛(*A. latus*)粒線體調節區的结果，推測黃鰭鯛祖先由越南往北拓殖。族群群體歷經多次的隔離，分化成三個單系群(A,B,C)，爾後再度交流形成各地區單系群的比例不同，越南低緯度以單系群C居多，高緯度日本反以單系群A和B為主(圖14)，是典型異域分化類群再次混合的重新殖化例子。

在亞洲大陸和太平洋之間，分佈著一系列的邊緣海(marginal sea, 南海、東海、日本海和鄂霍次克海, 圖15左), 邊緣海是連接大洋與大陸的樞紐, 是海陸相互作用的重心, 海平面的變化會導致邊緣海的面積和結構之鉅變, 造成的影響比海陸更強烈。晚更新世(過去的100 萬年)經歷了一系列的冰期—間冰期變化, 在過去的80萬年, 約以每10 萬年為一周期進行氣候變遷, 伴隨每次冰盛期(glacier maximum), 海平面下降約120~140公尺, 使各個邊緣海互相隔離, 阻礙海洋生物間的交流, 從而有助於海洋生物

的異域分化。在冰消期(deglacial), 由於氣候轉暖, 海平面上升, 各邊緣海之間的阻隔消失彼此再次相通, 被隔離的群體間重新獲得交流, 因而大陸棚的再殖事件和瓶頸效應後的快速擴張也是不可避免的結果。東海被中國、韓國、日本南部九州以及琉球群島包圍, 東南—西北走向的琉球島弧更將東海與太平洋隔開, 因為更新世(1.8—0.1百萬年前)冰期海平面下降, 東海大陸棚約85萬平方公里的面積轉變為陸地。在末次冰消期(1萬—8千年前), 海岸線



圖14 分析採集自越南北部、中國海南、香港、臺灣、日本本土(太平洋與日本海)黃鰭鯛的粒線體調節區的结果, 推測黃鰭鯛祖先由越南往北高緯度拓殖。族群群體歷經多次的隔離, 分化成三個單系群(A,B,C), 爾後再度交流形成各地區單系群的比例不同, 低緯度越南以單系群C居多, 高緯度日本反而以單系群A和B為主。(徐德華 繪製)

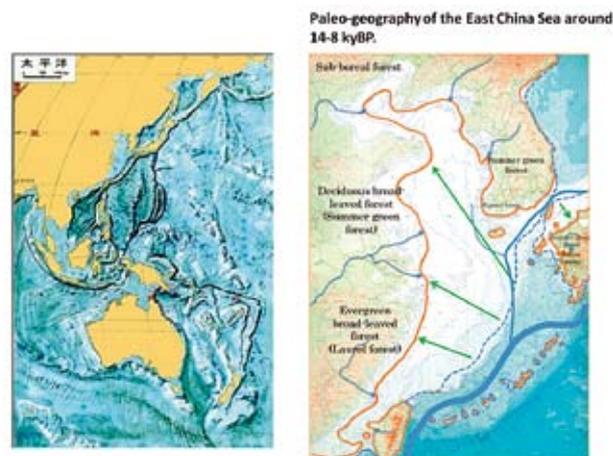


圖15 在亞洲大陸和太平洋之間, 分佈著一系列的邊緣海(marginal sea, 南海、東海、日本海和鄂霍次克海圖), 海平面的變化會導致邊緣海的面積和結構之鉅變, 造成的影響比海陸更強烈(左)。在末次冰消期(1萬—8千年前), 海岸線由沖繩海槽向陸遷移約1200公里, 直至現今的中國渤海灣西岸, 導致了東海大陸棚的大面積海浸(右)。沿岸魚類經歷反覆的冰期分佈區的縮減和冰期後分佈區的擴張, 對現代種群的遺傳結構應該會產生重要的影響, 在生物的遺傳訊息DNA上, 留下痕跡。

由沖繩海槽向陸遷移約1200公里，直至現今的中國渤海灣西岸，導致了東海大陸棚的大面積海浸(圖15右)。沿岸魚類經歷反覆的冰期分佈區的縮減和冰期後分佈區的擴張歷史事件，對現代種群的遺傳格局應該會產生重要的影響，在生物的遺傳訊息DNA上，應該也會留下痕跡。

許多日本近海的魚類源自印度—太平洋熱帶海域，日本西村 三郎提出這些東亞沿岸暖水性物種，如何定居於日本形成冷水物種的一個假說：首先，隨著地球進入溫暖期，部分暖水性物種北上入侵至高緯度邊緣海，接著地球進入寒暖期海平面下降，邊緣海與外海隔離，被封閉隔離於邊緣海的北上入侵暖水性物種唯有往冷水性物種適應演化；地球再次進入溫暖期，邊緣海重新與外海連接，部分適應演化成功的暖水性物種繼續北上，往更高緯度的邊緣海拓殖、如此周而復始，終於演化成耐寒性的物種。黑鯛屬種化可能的地質時間應有兩個主要的時期，一個是在中新世(Miocene, 23~5百萬年前)，另一個則是在更新世時(Pleistocene, 圖13)。此兩個時期的特點在於冰河期(海平面下降)及間冰期(海平面上升)交錯，造成海洋生物產生地理隔離，並且因氣候寒冷(高緯度生物向低緯度移動)及暖化(低緯度生物往高緯度移動)，而導致全球性的生物遷移。以更新世冰河期造成的地質事件為例，在西北太平洋地區海水面較今低約120公尺，使得東海大陸棚大面積露出，臺灣海峽深度不及100公尺所以是整個露出，位於東海大陸棚與琉球島弧之間的沖繩海槽(Okinawa Trough)附近海域形成一封閉海域，黑潮可能無法流經，筆者於澎湖採集到黑鯛(*A. schlegelii*)、琉球黃鰭鯛(*A. chinshira*)、琉球黑鯛(*A. sivicolus*)、黃鰭鯛(*A. latus*)、太平洋灰鰭鯛(*A. pacificus*)；在高雄屏東採集到臺灣灰鰭鯛(*A. taiwanensis*)，但從臺灣大鵬灣以南到恆春半島，繞過

鵝鑾鼻到臺灣東部，再往上直到蘇澳一帶，則極少發現黑鯛棲息；琉球黃鰭鯛(*A. chinshira*)、琉球黑鯛(*A. sivicolus*)也出現於沖繩群島，所以這些物種可能是此時期在此廣大地區(臺灣海峽、沖繩海槽、東海大陸棚)異域種化(allopatric speciation)的結果(圖16)。

東南亞是世界上最複雜的地區之一，這些複雜的地理特徵也是這地區物種多樣性非常豐富的原因。在生物地理學上著名的華萊士線(Wallace line, Wallace's line)的東西兩側，陸生生物的動物區系具有明顯差異(圖17)。華萊士線是否也適用於海洋生物呢？這是一個非常有趣與值得探討的問題。在更新世(Pleistocene)冰期，由於海平面下降了約120公尺，

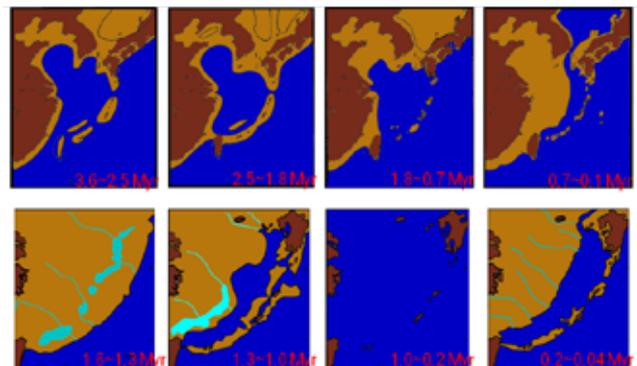


圖16 在更新世冰河期，在西北太平洋地區海水面較今低約一百二十公尺，使得東海大陸棚大面積露出，臺灣海峽是整個露出，沖繩海槽形成一封閉海域，黑鯛(*A. schlegelii*)、琉球黃鰭鯛(*A. chinshira*)、琉球黑鯛(*A. sivicolus*)、黃鰭鯛(*A. latus*)、太平洋灰鰭鯛(*A. pacificus*)、臺灣灰鰭鯛(*A. taiwanensis*)；這些物種可能是此時期在此廣大地區(臺灣海峽、沖繩海槽、東海大陸棚)異域種化(allopatric speciation)的結果。(徐德華 繪製)



圖17 在更新世冰期，海平面下降了約120公尺，印度洋和太平洋之間幾乎被巽他陸架(Sunda Shelf)陸橋完全阻隔，這可能阻礙了兩個大洋之間海洋生物種間及群體間的交流，在種、亞種或者群體層面，分佈於太平洋和印度洋的海洋生物間可能存在生物地理上的不連續性。

印度洋和太平洋之間幾乎被巽他陸架(Sunda Shelf)陸橋完全阻隔，這可能阻礙了兩個大洋之間海洋生物種間及群體間的交流，在種、亞種或者群體層面，分佈於太平洋和印度洋的海洋生物間可能存在生物地理上的不連續性。此處鮮少有黑鯛屬物種的報導是否正是這個原因？

以目前魚類生物地理學最令人關注的生物多樣性熱點中心—東印度三角(East Indies Triangle; Indonesia, Philippines and Malaysia)為例，若西北太平洋與澳洲沿岸的黑鯛屬物種有互相混雜(非單系群; reciprocal monophyly)的情況時，此結果將支持中心起源假說(centre of origin)，即兩個地理區的黑鯛屬成員是在東印度三角區域(中心)分化，而後移動擴散至兩端(西北太平洋及澳洲沿岸，圖18)；反之，若西北太平洋與澳洲沿岸的黑鯛屬物種呈單系群時，此結果則支持重疊假說(centre of overlap)，即兩個地理區的黑鯛屬成員是在兩端分化後，在中心處交會(圖19)。研究黑鯛屬種化能解開這謎團嗎？

與世界動物相分區相比，海洋魚類相的世界分區並不那麼界限分明，因為海洋魚類生活在海洋環境中，海水四通八達，不同棲息地的個體往往可自由

移動，並不存在明顯的地理隔離；營浮游生活的魚卵、仔魚易受到海流的影響，甚至擴散至數百公里遠。也因此世界海洋魚類相的概念雖然因世界動物相的劃分而生，但卻沒有明確的劃分依據。Ekman (1953)首先將世界海洋魚類相依大陸板塊及海水溫度劃分區幾個大區域(large region)及若干小區域(subregion)，而Briggs (1974)則進一步引入特有種區域(provinces)的概念取代小區域(subregion)，主要依照特有種所佔區域的比例做為判定的準則。然而，海洋魚類的多樣性卻暗示海洋魚類的種化現象不僅頻繁，且遠高於淡水魚類。因此，不禁讓人疑問，若不同地理區的族群間不存在明顯的地理隔離，廣大的單一魚類相區域中豐富的魚類多樣性又是如何產生的呢？而其中特有種區域又為何擁有眾多獨特的特有種呢？四通八達的海洋是支持同域種化(sympatric speciation)的假說嗎？而散布於大洋中的孤島是否又肯定異域種化(allopatric speciation)的結果呢？海洋魚類相的劃分能有進一步的根據嗎？所幸，拜分子技術所賜，一門新的科學類別—系統地理學(Phylogeography)隨後誕生了。科學家不僅能依照地質結構及物理條件推論魚類演化的外

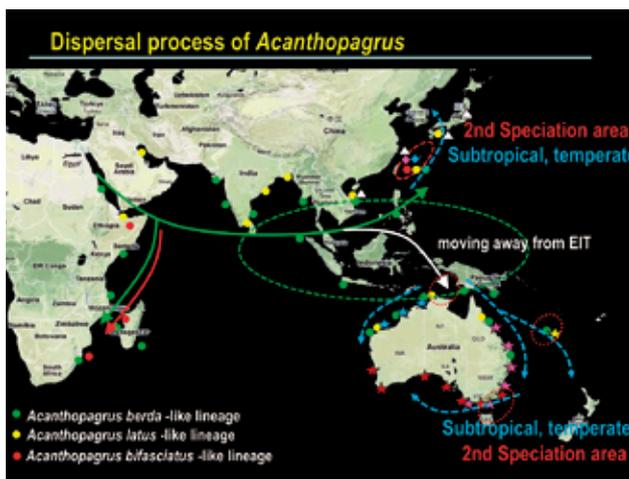


圖18 生物多樣性熱點中心—東印度三角(EIT)中心起源假說(centre of origin)：即兩個地理區的黑鯛屬成員是在東印度三角區域(中心)分化，而後移動擴散至兩端(西北太平洋及澳洲沿岸)。(徐德華 繪製)

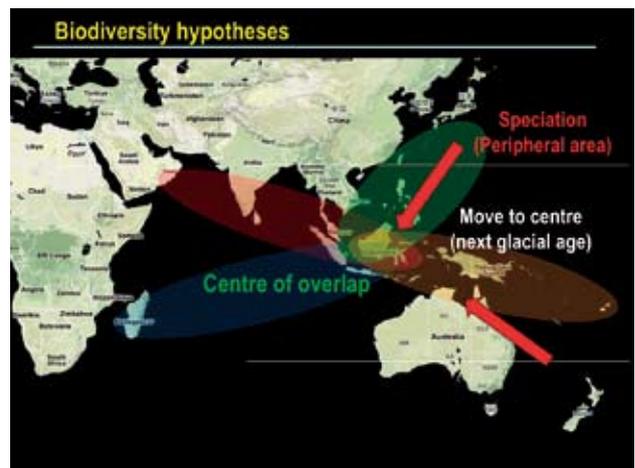


圖19 重疊假說(centre of overlap)，認為兩個地理區的黑鯛屬成員是在兩端分化後，在中心處交會。(徐德華 繪製)

部條件，更可以從遺傳因子中找出魚類演化的足跡。Barber等(2000)於自然(Nature)期刊上首度提出流經望加錫海峽(Makassar Strait)，分隔爪哇海(Java sea)及弗洛勒斯海(Flores sea)的印尼洋流(Indonesian throughflow)，就是一條海洋華萊士線(圖17)，明確區分了分屬西南太平洋及東南印度洋的蝦蛄粒線體DNA單倍型分布。如今系統地理學不僅蔚為風尚，更直接改變了世界海洋魚類相的劃分。Briggs和Bowen(2012)依照近年系統地理學所累積的成果，修改了世界海洋魚類相，最重大的改變就是將溫帶至熱帶區域合併，而原有的特有種區域則保留，並且新增更多在系統地理學上具有獨特遺傳結構的特有種區域(圖20)。其中我們較為熟悉的日本海及東海因頻繁受到冰河期海水消退海平面升降變化的影響，亦被視為兩個獨立的特有種區域，以反映過去地質歷史對現今魚類相及物種遺傳結構的影響。因此，我們大膽推論，同處大陸邊緣在臺灣海峽西側，亦長期受到冰河影響，具有多種陸上特有子遺物種的臺灣，其周邊海域若以澎湖和臺灣東北角連成一線，可將臺灣海域劃分為南北，臺灣南北之魚相，特別是顯著種顯著不同，是否也能視為特有種區域，並存在如此一條海洋華萊士線？又有多少魚類是在臺灣周邊海域發生種化？利用分子系統地理學的研究來檢驗生物地理學假說，加深了我們對影響海洋魚類演化的生物地理學因素的認識。藉著釐清新世後黑鯛屬物種分化(圖21)的可能時間、地點及方式，或許除了能重建黑鯛屬物種的演化過程外，亦可為臺灣周邊海域海洋物種的重大分化事件提供更多證據。

【注】：近十年來在臺灣市面上常會看到打著「臺灣鯛」或「潮鯛」名號之冷凍包裝鯛魚片，這些號稱「臺灣鯛」或「潮鯛」商品所使用的魚種其實是原產於非洲的慈鯛科(Cichlidae)「吳郭魚」。臺灣官產學界為了

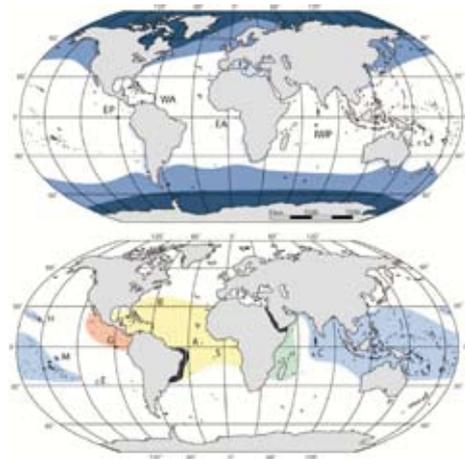


圖20 Briggs和Bowen(2012)修改了世界海洋魚類相，最重大的改變就是將溫帶至熱帶區域合併，而保留原有的特有種區域，並且新增更多在系統地理學上獨特遺傳結構的特有種區。(徐德華 繪製)

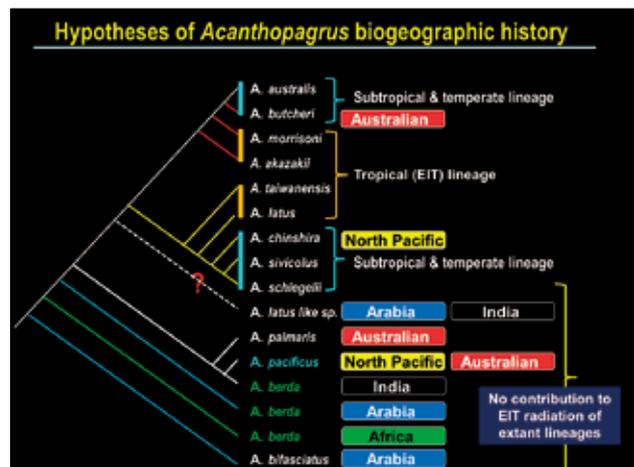


圖21 已知的黑鯛屬物種與我們提出的黑鯛屬生物地理學假說。(徐德華 繪製)

改變消費者對傳統吳郭魚低俗賤的不良印象，提高臺灣養殖吳郭魚的附加價格，將辛苦「優質化的改良吳郭魚品種」以「臺灣鯛魚」、「臺灣鯛」或「潮鯛」來稱呼。

## 謝言

本研究歷經郭金泉低溫育種研究室多位研究生(楊文通、Guillén Madrid, A. G.)數年的戮力合作、澳洲(塔斯馬尼亞島大學, University of Tasmania) Chris Burrige 博士的諮詢討論與國科會經費的挹注方得以完成。

