

圖 / 大山影像

臺灣兩種溪流魚類的種間關係 以七家灣溪為例

文、圖 | 郭金泉 | 國立臺灣海洋大學水產養殖系教授 (通訊作者)
謝英宗 | 國立臺灣博物館副研究員

臺灣鏟頰魚 (*Onychostoma barbatulum*) 俗稱苦花、鯛魚或臺灣白甲魚，屬鯉科 (Cyprinidae)，是臺灣原生初級淡水底棲性魚類，偏好攝氏20度以下水溫的中下水層，分布在全臺各地溪流河川的中上游，是臺灣淡水魚中分布最廣的原生種。現在牠與臺灣鮭魚 (*Oncorhynchus formosanus*，又稱櫻花鉤吻鮭、臺灣鉤吻鮭或臺灣櫻花鉤吻鮭，俗稱臺灣鮭魚) 在七家灣溪與高山溪部分河段共域。臺灣鏟頰魚如何在臺灣如此澇旱分明與自然擾動頻繁的河段中來完成其生活史，而且還保持族群遺傳的高度分化與基因多樣性？氣候暖化對臺灣鮭魚與臺灣鏟頰魚之影響有待評估。拆除七家灣溪1號攔砂壩後，臺灣鏟頰魚出現於原先僅有臺灣鮭魚的最後棲地，此兩種溪流共域魚類的種間關係，對臺灣鮭魚有何影響？造成什麼可能的干擾？

動物學者Jacques Pellegrin (1873-1944) 於1908年將苦花命名為*Gymnostomus barbatulus* (臺灣鏟頰魚)，大島正滿 (1920) 修改為*Scaphesthes tamusuiensis* (生蠻鯉、セイウナゴビ)，屬於鏟頰魚屬 (*Scaphesthes*)。後來陳兼善 (1954) 所著《臺灣脊椎動物誌》將學名改為*Varicorhinus tamusuiensis*，沈世傑 (1993) 在所著《臺灣魚類誌》中，則將學名修訂為*Varicorhinus barbatulus*。2000年又有學者將臺灣鏟頰魚併入白甲魚屬，學名改為*Onychostoma barbatula*，目前FishBase和臺灣魚類資料庫皆採用*Onychostoma barbatulum* (臺灣白甲魚) 為學名。中國學者認為臺灣白甲魚 (苦花) 也分布於中國長江以南至珠江以北各水系 (林弘都，2008)。鯉科 (Cyprinidae) 有12亞科200餘屬，2,000餘種，是淡水魚類中物種數目最多的一個科，和鯰科魚類一樣演化非常成功、分布很廣。

臺灣鏟頰魚的族群遺傳研究

臺灣400多條大大小小的溪流，主要以中央山脈為分水嶺入海 (林孟龍、王鑫，2002)。但臺灣的溪流水量豐枯變異十分懸殊，在中南部與東部的溪流又比北部溪流更為明顯。梅雨、季風及颱風定期帶來豐沛的雨，颱風多集中在7月到10月，由於降雨時空分布不均勻，所以臺灣的乾濕季十分明顯。

對溪流而言，每年的5月到10月是豐水期，期間的雨量占全年總雨量的78%，颱風暴雨經常導致洪峰流量驟增、溪水暴漲，氾濫成災。冬天時的乾季 (11月到隔年4月) 則是枯水期，水流量少且速度緩慢，甚至河川中、上游則出現斷流現象。然而臺灣河流的棲地卻也極端多樣化，在短短幾公里河段，大幅度的高

低落差造成水溫和棲地型態的變化複雜多樣，深潭、急瀨、平瀨、瀑布和淺灘交錯 (Han et al., 2000, 2007; Chen et al., 2015; 方力行，2015)。所以地處亞熱帶西太平洋的孤立臺灣島嶼，山高水急，河流坡降陡、落差大、含沙量高、滂旱分明，自然環境變動很大，溪流魚類能生存繁衍至今，棲息在臺灣島嶼的溪流魚類已演化出特殊的生態適應策略，其中深潭尤其關鍵 (Han等，2007; 方力行，2015)。

臺灣鏟頰魚目前廣泛分布臺灣全島各河川上游、除恆春半島短小溪流外都為其棲域。林弘都 (2008) 依據臺灣鏟頰魚粒線體DNA控制區 (D-loop) 之基因變異分布型式，詳細劃分臺灣鏟頰魚在臺灣的動物地理區。林的研究顯示臺灣鏟頰魚在臺灣的動物地理區之形成和地理障壁及水系有密切關係 (林弘都，2008; Chiang et al., 2017)。臺灣鏟頰魚可能受到中央山脈、桃園臺地、苗栗臺地、臺灣灘4個地理障壁：北 (A：蘭陽淡水區、C：頭前後龍區)、中 (D) 與南東 (E) 4個地理區的影響，可以將臺灣鏟頰魚分成4個譜系 (lineage) (圖1)。

位於北部地理區的雪山山脈並未對臺灣鏟頰魚產生障壁效用，所以棲息於南湖大山的水系和蘭陽溪、淡水河水系之間的臺灣鏟頰魚並未形成單系群，顯示A地理區內的個別族群間，基因有交流或分隔時間不長，族群仍處於譜系排序狀態 (lineage sorting)。中央山脈西側、桃園臺地以南、苗栗臺地以北的北部地理區 (C)，包括頭前、後龍、中港3水系的臺灣鏟頰魚則形成單一系群。中部地理區 (D)：大安、大甲、大肚溪的臺灣鏟頰魚族群間基因交流有限。南東部地理區 (E)：含括臺灣灘以南、橫跨中央山脈東西兩側的所有水系：曾文、高屏、太麻里、卑南、秀姑巒、花蓮溪。

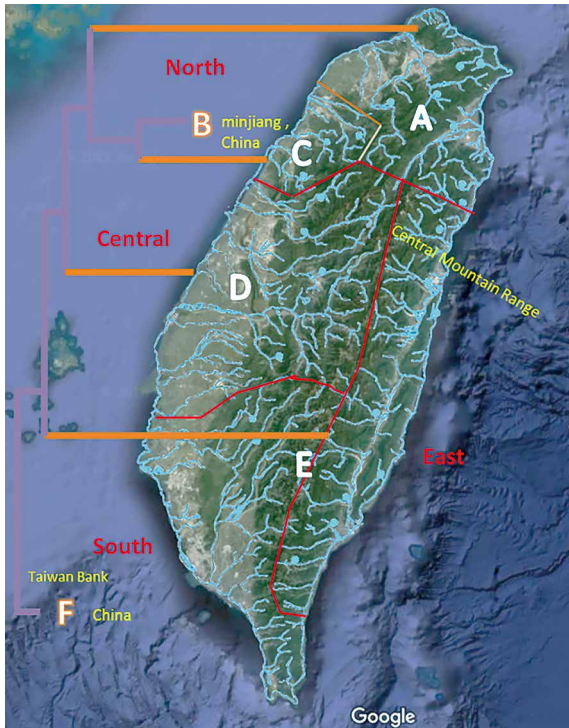


圖1、臺灣鏟頰魚可能受到4個地理障壁：中央山脈、桃園臺地、苗栗臺地、臺灣灘的影響，可將臺灣鏟頰魚分成4個譜系：北（A 蘭陽淡水區、C頭前後龍區）、中（D）與東南（E）4個地理區。可見北部地理區的雪山山脈與東南部地理區的中央山脈南部段，在過去並未對臺灣鏟頰魚產生地理障壁。臺灣的水系不夠大到有隔離的效果，在同一個水系的臺灣鏟頰魚屬於同一個族群；4個親緣地理區形成4個族群（A、C、D、E）。且由於各地理區族群生存環境異質性大，分化明顯，各水系中之臺灣鏟頰魚各具地方特色，族群基因變異度高。加上地理區內族群間基因交流也不順暢，普遍仍處於譜系排序狀態，而呈現高度遺傳分化。（改編自林弘都，2008）。

林弘都（2008）推測此區中央山脈東西兩側曾發生河川襲奪，造成南部和東部水系的臺灣鏟頰魚族群產生交流，所以各河系族群仍處於譜系排序狀態。總體而言，在同一個水系的臺灣鏟頰魚，屬於同一個族群；4個親緣地理區由於分化隔離，形成4個單系群，族群基因變異度仍高（林弘都，2008）。且由於各族群生存環境異質性大，分化明顯，各水系中之臺灣鏟頰魚各具地方性狀（林弘都，2008）。

臺灣鏟頰魚的生殖策略與生態適應

臺灣鏟頰魚已因應洪氾的交替沖刷，演化出主要繁殖時期在梅雨季和颱風過後（邱春火，

2001）。臺灣鏟頰魚雌魚的卵巢發育屬非同步成熟型（asynchronous），在生殖季節內（長達6-12個月）可多次產卵，可適應環境因子（地震、森林火災、洪氾、暴風、豪雨、乾旱、土石流等）的驟變所造成的仔稚魚死亡。依棲息海拔高度與地理區，可將生殖期分為全年或春、秋兩個時期，避開夏季的暴雨洪流（Han, et al., 2007；方力行，2015；Chiang et al., 2017）。其次充分利用棲地，可獨立在不同河段繁衍，尤其當冬季溪水量少時，被困在斷流河段的臺灣鏟頰魚會就地利用深潭越冬繁衍；若溪流沒斷流，臺灣鏟頰魚會洄游到中下游水量較豐、水溫較暖的河段越冬，但是一到夏季溪水充沛或颱風帶來雨水等環境刺激，這些魚又會洄游到上游變大的棲地，擴張其因生殖而增加數量的族群之空間。臺灣溪流的支流在臺灣淡水水系中扮演十足重要的功能，支流不但是臺灣鏟頰魚對應環境驟變的避難所，更是臺灣鏟頰魚命脈得以延續的關鍵（Han, et al., 2007；方力行，2015；Chiang et al., 2017）。

臺灣鏟頰魚一般生活在水質清澈、石礫遍布的湍急溪流，成魚及幼魚喜好的棲息環境不同，大魚（體長大於8公分）或成魚多出現於河川中下層水域或深潭，幼魚則棲息於流速較緩水淺且靜止的岸邊及潭區上層，形成棲地利用垂直分布的現象（汪靜明，1990）。臺灣鏟頰魚鰓耙細密、消化道長，具草食性魚類的特徵，經常可見其以鋒利的下頷角質邊緣，刮取附着在岩石及其他物體上藻類，檢視其胃含物發現主要以有機物碎屑、沉積的腐殖物質、昆蟲及藻類為食物。在攝食策略上為機會主義者，因此其食性隨著季節性環境狀況及食物資源變化而有不同（汪靜明，1990），或可說是雜食性。

因為臺灣溪流生產力有限，河川中上游棲地的不穩定性，小魚與大魚對資源利用在空間和時間上，都演化出非常明顯的區隔，盡量利用不同的生態區位，充分善用底藻，食性隨著季節性環境狀況及食物資源變化而彈性改變，以完成其生活史。加上成熟快，繁殖力強，使得經常因為環境變動受創的臺灣鏟頰魚，在短時間內，就可恢復族群數量。這可能是為何臺灣鏟頰魚能成功地立足在有限、常變動、甚至幾近斷流消失的臺灣溪流棲地；在澇旱分明循環加劇，環境變動頻繁的臺灣溪流河段中來完成其生活史，而且還保持族群基因的高度分化與物種之永續。

關連族群

臺灣每年的5-10月，季風與颱風伴隨的暴風、豪雨、洪氾，此豐水期大量的溪水，可瞬間連接斷流河川的上、中游，同時打通各支流間的障壁，形成一套完整連結的水系，使這些被斷流切割、隔離、自我繁衍的孤離族群，有機會與其他孤離族群的成員互相遷移交配繁衍，進行基因交流，形成完整的關聯族群的結構，提高整個臺灣鏟頰魚族群之遺傳多樣性（圖2）。此自然擾動既維持在地孤離族群具地方特色的基因獨特性，也保存了整個臺灣鏟頰魚的遺傳多樣性與保證物種長期之存活（Closs et al., 2016；細谷和海，2017）。

臺灣鏟頰魚與臺灣鮭魚的微妙關係

汪靜明（1990）依據臺灣鏟頰魚食性與棲地生態區位特性，推測臺灣鏟頰魚與同在大甲溪水系共存的臺灣鮭魚，已有明顯之生態區位分離化，研判兩者間發生食物與棲地競爭的機會不大。實際調查七家灣流域臺灣鮭魚族群數量的清華大學曾晴賢（2015），也在其歷

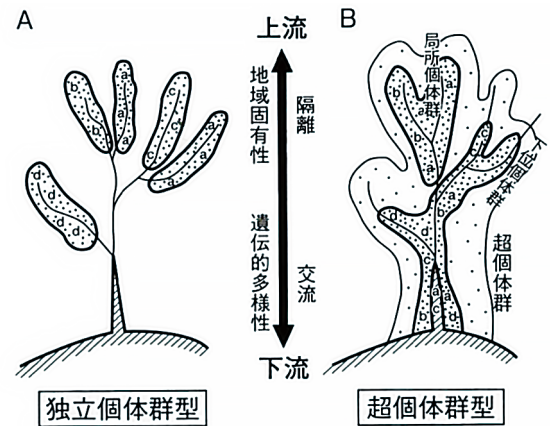


圖2、乾季（11月到4月）枯水期，溪水流量少，河川中、上游有時河床乾涸裸露，出現斷流現象，臺灣鏟頰魚族群在各支流上游，形成數個具地方特色的基因獨特性孤離族群（a,b,c,d），基因極度分化多樣性少（A）。5到10月，季風與颱風伴隨的暴風、豪雨、洪氾，此豐水期大量的溪水，可瞬間連接斷流的河川上、中游，同時打通各支流間的障壁，形成一完全連結的水系。使這些被斷流切斷、隔離、自我繁衍的孤離族群，有機會與其他孤離族群的成員互相遷移交配繁衍，進行基因交流，形成完整的關聯族群的結構，提高並回復整個水系臺灣鏟頰魚族群之遺傳多樣性（B）。（引用自細谷和海，2017）。

年調查報告中反覆告訴讀者：兩者食性大不相同，不重疊。然而中興大學研究團隊調查拆除高山溪攔砂壩和臺灣鮭魚族群量時，界定臺灣鏟頰魚是臺灣鮭魚的競爭物種（Chuang et al., 2008）。

過去數十年來，侵襲臺灣的颱風強度逐漸極端化，強烈颱風對高海拔魚類棲息地的破壞，遠大於低海拔魚類棲息地，所以每次颱風侵襲擾動過後，上游臺灣鏟頰魚族群僅約恢復2、3成，下游的高身鏟頰魚（*Onychostoma alticorpus*）恢復卻有8成，愈來愈成為與臺灣鏟頰魚競爭的物種（Han, et al., 2007；方力行，2015）。颱風頻率越高，強度越強，被颱風破壞的棲息地越來不及恢復，甚至因不可逆而難以回復：加上低海拔高身鏟頰魚族群的恢復率高於高海拔的臺灣鏟頰魚，因此低海拔高身鏟頰魚族群逐漸壯大而擴張侵入上游水域，也讓高海拔臺灣鏟頰魚族群相對減少（Han, et al., 2007；方力行，2015）。同樣的問題也會

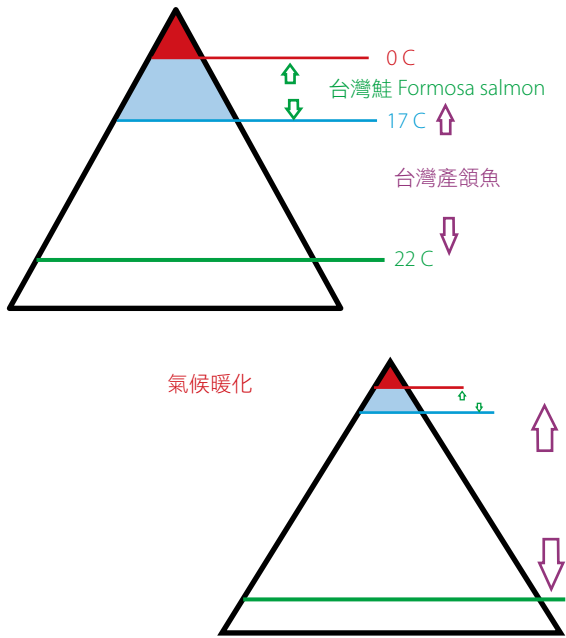


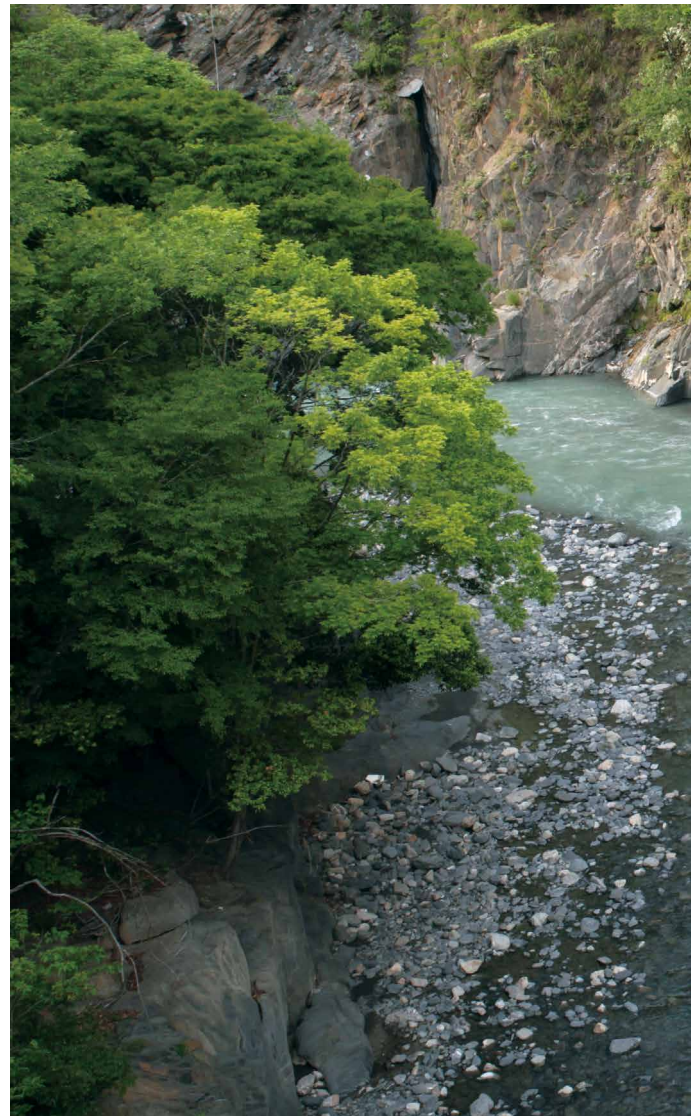
圖3、產卵期長、一年多次產卵的臺灣鏟頰魚，比一年僅單次產卵的臺灣鮭魚有韌性，兩種魚類因應氣候暖化的對策唯有往溪流上游移動，尋找適應的水溫河段避難。臺灣鮭魚最終會因為全球暖化的加劇，繼續往更高海拔的七家灣溪上游遷移，生存空間越來越小，直到山窮水盡處，而終於滅絕。臺灣鏟頰魚出現於原先僅有臺灣鮭魚的棲地，對臺灣鮭魚沒有加分效果，反而臺灣鏟頰魚的入添壓力會加速臺灣鮭魚滅絕的速度。

出現在棲息於七家灣溪流上游的臺灣鮭魚與其下方臺灣鏟頰魚，造成彼此的消長。亦即，全球暖化雖然還不致於造成水溫馬上增高到足以威脅某種魚類，例如臺灣鮭魚之生存，但氣溫變化造成的激烈氣候破壞生物棲息環境，而對不同環境影響的差異，又改變物種間原本存在的微妙平衡關係。

邱春火（2001）觀察到七家灣露營場同河段在11年間隨著水溫上升，臺灣鏟頰魚分布範圍持續擴大，即已發出「在同域的櫻花鉤吻鮭處境將岌岌可危」警言。中興大學林幸助研究團隊（Chiang et al., 2017）也承認拆除七家灣溪一號壩，已造成臺灣鏟頰魚上溯越過一號壩，出現於原先沒牠們蹤跡的棲地。所以臺灣鏟頰魚明顯擴張棲地，在新棲地繁衍、仔稚魚現身，共域河段臺灣鮭魚的數量卻弔詭性的


下降。日本發現隨著森林消失與水溫上升，導致一種鯉科魚類－雅羅魚（*Leuciscus ezoë*）往河川上游擴張，嚴重擠壓棲息於上游的櫻鮭之生存空間（Inoue & Nakano, 2001）。

產卵期長、一年多次產卵（Peng & Tang 1988, 1989）、具完整關聯族群遺傳多樣性高、食性寬廣、孕卵數多（1-數千粒）、繁殖力強的臺灣鏟頰魚，顯然比一年產卵期只一個月、一年僅單次產卵、基因已同質化、食性狹窄、孕卵數少（數百）的臺灣鮭魚適應力強；氣候暖化導致溪水溫度升高，對臺灣鮭魚的衝擊影響顯然更甚於臺灣鏟頰魚。



雖然臺灣鏟頰魚的食性以藻類為主食，但也攝取小型之無脊椎動物昆蟲等；臺灣鮭魚的食性雖以小型水生及陸生昆蟲為主，但也攝食藻類，兩者都算是廣泛的雜食性魚類。可以想見此二種共域河段的魚類，當冬季食物數量匱乏或壞年冬食物嚴重不濟時，臺灣鏟頰魚會爭相搶食臺灣鮭魚的主要食物來源的水生昆蟲。

一般物種的利基（niche：牠所處的條件，利用的資源和牠在那環境裡發生的時間）是決定該物種與其他物種競爭程度的關鍵。在利用同樣有限資源的兩物種之間，利基重疊程度越大，競爭的程度越激烈。因此，臺灣鏟頰魚因七家灣溪1號攔砂壩的拆除，出現於原先僅有

臺灣鮭魚的棲地，已顯現不利臺灣鮭魚族群延續的現象（郭金泉，2016）。更甚的，因為全球暖化，兩種魚只能往更高海拔的七家灣溪上游遷移，臺灣鮭魚可能終將因生存空間與生存資源越來越少而終於滅絕！（圖3）

◎參考文獻（請逕洽作者）

【謝誌】

感謝臺南一中林弘都博士、高雄大學黃永森教授及林試所前所長金恆鏞博士的寶貴意見和斧正。



圖 / 大山影像