

9604 開發台灣鮭魚的分子標記(二)

研究主持人：郭金泉

雪霸國家公園管理處

# 開發台灣鮭魚的分子標記（二）

內政部營建署雪霸國家公園管理處

期末報告

# 開發台灣鮭魚的分子標記（二）

受委託者：台灣國立海洋大學

研究主持人：郭 金泉

研究人員：徐 德華

內政部營建署雪霸國家公園管理處

保育研究計畫期末報告

中華民國九十六年十二月

# 目次

表次	2
圖次	3
摘要	4
第一章 前言	8
第二章 材料與方法	10
第三章 結果	12
第四章 討論	15
4.1 防砂壩對河川生態的影響—以日本河海洄游的雨鱒為例	18
4.2 族群小型化的風險和宿命—兼論台灣鮭魚的保育	26
4.3 結語—如何保育河川的水生生物尤其是台灣鮭魚	34
第五章 建議事項	35
第六章 主要參考文獻	36
誌謝	38
表	39
圖	49

## 表次

表 1、台灣鮭魚的擴增片段及遺傳多樣性參數	39
表 2、六種鮭魚的擴增片段	39
表 3、櫻鮭家族間亞種特異片段	39
表 4、六種鮭魚種內及種間的平均遺傳距離	40
表 5、台灣鮭魚背鰭鰭條數計數結果	41
表 6、台灣鮭魚臀鰭鰭條數計數結果	41
表 7、台灣鮭魚脊椎骨數計數結果	41
表 8、櫻鮭家族背鰭鰭條數比較	42
表 9、櫻鮭家族臀鰭鰭條數比較	42
表 10、櫻鮭家族脊椎骨數比較	42

## 圖次

圖 1、台灣鮭魚採集地點	43
圖 2、樣本多樣性片段位點的頻率分布	44
圖 3、台灣鮭魚演化樹	45
圖 4、模式化 AFLP 的電泳圖	46
圖 5、遺傳多樣性指數和遺傳分化指數	47
圖 6、台灣鮭魚族群的 PCA 分析	48
圖 7、六種鮭魚之 AFLP 電泳圖	49
圖 8、櫻鮭家族各亞種的 AFLP 特有條帶	50
圖 9、以 NJ 法建構的六種鮭魚演化樹	51
圖 10、計數形質方法比較	52

## 摘要

我們以AFLP分子標記調查台灣陸封鮭魚族群的遺傳結構，解析其多樣性，不但發掘幾個多樣性位點，可供評估台灣鮭魚的遺傳多樣性之外，更證實七家灣溪第1至第3號壩之間尚存在數個在遺傳上有差異的次族群，且彼此間由一個主要次族群和數個小次族群，形成大陸和島嶼模式 (mainland island model) 的關聯族群。本研究室終於突破台灣陸封鮭魚瀕危物種因族群數目極度稀少、棲地萎縮分割零碎化，所造成遺傳基因高度同質，遺傳變異過小和逢機飄變，難以用一般研究所建議和常用的微衛星DNA和 mt DNA (粒線體 DNA) 研究的困境。

為瞭解台灣鮭魚遺傳多樣性飄變和喪失的程度，我們將2006年七家灣溪第1至第3號壩間的台灣鮭魚樣本與前二年的結果進行比對，發現多個多樣性位點已從現存族群中消失或固定僵化，失去多樣性。多樣性位點甚至發生遺傳漂變現象，對偶基因頻率大幅盲目擺動無方向性。此外，我們也針對攔砂壩對台灣鮭魚族群遺傳結構是否有影響，分析防砂壩上下游台灣鮭魚族群的遺傳結構 (七家灣溪1~3號壩間、3~7號壩間、七號壩以上)，共200尾台灣鮭魚樣本。再次確認現存於七家灣溪(由第1至第7號壩以上，瀑布以下)的所有台灣鮭魚是一個族群，且由一個主要次族群和數個小次族群形成一個關聯族群。七號壩以上防砂壩上游台灣鮭魚族群的遺傳變異佔所有調查台灣鮭魚族群遺傳變異的99%，顯著比七號壩以下台灣鮭魚族群的遺傳變異高。顯然人為干擾(污染、放流等)明顯影響七號壩以下台灣鮭魚族群的遺傳結構，扼殺遺傳變異加速同質化。

為了進一步確認台灣鮭魚的分類和演化位置，本研究室以AFLP分析六種太平洋鮭屬 (*Oncorhynchus*) 的鮭魚：虹鱒 (*Oncorhynchus mykiss*)；石川鮭 (*O. masou ishikawae*)；櫻鮭 (*O. masou masou*)；琵琶鮭 (*O. masou subsp.*)；台灣鮭 (*O. masou formosanus*)；樺太鮭 (*O. gorbusha*) 有否差異。研究結果發現，AFLP分子標記不但可以成功識別此六種太平洋鮭屬的鮭魚，而且各物種的特有條帶 (specific band) 都清晰可見。同時我們也根據AFLP的分析數據，畫出一個系統發生演化樹 (systemic tree)，推論台灣鮭魚的起源和播遷。

由於台灣每年自日本及美國進口太平洋鮭魚的發眼卵及死亡全魚供養殖和食用，防止非法交易及不慎的商業行為，杜絕可能導致外來物種污染台灣鮭魚的基因庫或夾帶傳染疾病，是保育台灣鮭魚的一項重要工作。因此正確有效的偵測外來入侵物種也是保育台灣鮭魚的另一重要課題。我們也成功發現有效辨識台灣鮭魚的微衛星DNA標記。分子標記可以輔助傳統以形態分類方法之缺憾和不足，是一套辨識外部型態和內部基因構造都相差無幾櫻鮭家族內四個亞種的有效工具。

我們更以X光、光學顯微鏡和透明魚骨骼方法對四個櫻鮭亞種進行更精準的形態數值學研究。與早期的文獻進行比較後，我們發現以X光及透明魚骨骼可得到範圍(range)更小，更精準的數據，有助於釐清及正確分類此四個櫻鮭亞種。

**關鍵詞：** 台灣、台灣陸封鮭魚、櫻鮭、分子標記

## 一、 研究緣起

根據 2000 年 4 月 10-13 日，於行政院農委會特有生物研究保育中心舉辦的櫻花鉤吻鮭保育國際研討會之結論，茲將櫻花鉤吻鮭的復育策略(Restoration strategy)的部份工作項目(Tasks)摘要如下：

- 1、冷凍精液保存(Semen cryopreservation)：為保存遺傳特性並預防族群滅絕，現階段應建立冷凍精液保存設備，未來更應發展魚卵或胚體的凍結保存技術。
- 2、養殖方法(Culture methods)：於保育養殖場內維持能完成生活史的櫻花鉤吻鮭人工族群。
- 3、放流與監測(Release and monitoring)：放流魚須進行標誌，俾利監測放流後在自然溪流中之生存率及死亡率，以判定對野生族群之貢獻，避免盲目放流。另亦同時研究放流仔魚最適大小、時間及位置，以提高放流生存率。

然而，以上工作若搭配分子標記，不僅可達到事倍功半之效，亦可評價保育之成果。

## 二、 研究方法及過程

去年自七家灣溪不同攔砂壩地點(七家灣溪1~3號壩間、3~7號壩間、七號壩以上)採集200尾野生台灣鮭魚樣本。應用 AFLP(擴增片段長度多樣性; Amplified fragment length Polymorphism)，及微衛星DNA，分析台灣鮭魚的遺傳結構，並探討防砂壩對族群遺傳結構的影響。為了進一步解析台灣鮭魚的分類和演化位置，我們對六種鮭魚：虹鱒；石川鮭；櫻鮭；琵琶鮭；台灣鮭；樺太鮭進行 AFLP 分析。我們也以 X 光和透明魚骨骼方法對四個櫻鮭亞種進行形態研究，並與早期的文獻比較。

## 三、 調查結果

- 1、突破瀕危物種因族群數目稀少、棲地萎縮，所造成遺傳變異飄變、極端不足，難以用微衛星 DNA 和 mt DNA 研究的困境，發掘幾個多樣性位點，可供評估台灣鮭魚的遺傳多樣性之外，確認現存於七家灣溪(由第 1 至第 7 號壩以上，瀑布以下)的所有台灣鮭魚是一個族群，且由一個主要次族群和數個小次族群形成一個關聯族群。七號壩以上防砂壩上游台灣鮭魚族群的遺傳變異佔所有調查台灣鮭魚族群遺傳變異的 99%，顯著比七號壩以下台灣鮭魚族群的遺傳變異高。顯然人為干擾(污染、放流等)明顯影響七號壩以下台灣鮭魚族群的遺傳結構，扼殺遺傳變異加速同質化。同時證實七家灣溪第 1 至第 3 號壩之間尚存在數個在遺傳上有差異的次族群，且彼此間由一個主要次族群和數個小次族群，形成大陸和島嶼模式的關聯族群。
- 2、多個多樣性位點已從現存族群中消失或固定僵化，失去多樣性。多樣性位點甚至發生遺傳漂變現象，對偶基因頻率大幅擺動。
- 3、AFLP 分子標記不但可以成功識別此六種太平洋鮭屬的鮭魚，而且各物種的特有條帶都清晰可見。
- 4、畫出一個系統發生演化樹，推論台灣鮭魚的起源和播遷。

- 5、AFLP 及微衛星 DNA 標記，可輔助傳統以形態分類方法之缺憾和不足，防止非法交易及不慎的商業行為，杜絕可能導致外來物種污染台灣鮭魚的基因庫或夾帶傳染疾病。
- 6、以 X 光及透明魚骨格方法可得到更精準計數形質的數據，有助於釐清及分類此四個櫻鮭亞種。

#### 四、主要建議事項

1. 調查現存於高山溪及桃山西溪(第4、第5和第6號防砂壩間及6號防砂壩上游)台灣鮭魚的遺傳結構，完成整個七家灣溪主流和各支流中台灣鮭魚遺傳結構的圖像，為將來環境監測、保育單位擬定管理政策和執行生物保育評估的基礎數據。
2. 妥善保護七號壩以上上游台灣鮭魚族群。這群台灣鮭魚族群彌足珍貴，其遺傳變異佔所有調查台灣鮭魚族群遺傳變異的99%，可能是增加遺傳變異，復育台灣鮭魚，延緩台灣鮭魚滅絕時間最後的希望。
3. 可以考慮將七號壩以上上游台灣鮭魚族群基因傳遞至下游族群，增加下游台灣鮭魚族群的遺傳多樣性和變異。
4. 大量放流由有限種魚數目交配孵化養殖的同質魚苗，明顯影響台灣鮭魚族群的遺傳結構，扼殺遺傳變異，加速台灣鮭魚基因的同質化。因此人工繁殖使用的種魚應先做分子標記分析，知曉其遺傳背景，再擇遺傳異質性較高的個體配對，繁衍子代放流。
5. 應持續透過精液凍結保存台灣鮭魚稍縱即逝的種質資源。
6. 改善台灣鮭魚在七家灣棲息環境之品質、擴大其棲地面積、增加異質棲地數量、和減少台灣鮭魚的移動障礙，盡量維持各個關連族群間的交流，減少獨特的對偶基因之丟失是就地保育、分散風險，降低物種滅絕機率，保護殘存的台灣鮭魚之當務之急。
7. 將保存於台灣各處（雪霸國家公園、台灣水試所、中研院、台灣博物館）甚至日本的台灣鮭魚之歷史樣本，進行X光檢查，收集更多計數形質的數據。
8. 開發從保存於福馬林的台灣鮭魚抽取DNA的技巧，以此不破壞樣本的方法進行和上述計數形質比較相互輝映之研究，進一步比較在這段歷史過程，是否有演化或遺傳飄變之產生。
9. 和中國、韓國及俄國交換櫻鮭家族亞種鮭魚樣本，解開台灣鮭魚起源之謎。
10. 加強與日本、美國、加拿大、中國等國家的國際合作。舉辦國際研討會，研究人員互訪、研習、交流，他山之石可以攻錯。

# ABSTRACT

We examined the genetic diversity of wild Formosa landlocked salmon (*Oncorhynchus masou formosanus*) samples of this endangered species in Chichiawan Stream using amplified fragment length polymorphisms (AFLP) markers for three consecutive years (2004, 2005 and 2006). One hundred and ninety six loci were detected using 3 primer pairs, of which 58 were polymorphic with a proportion of 29.59%. The population has a low genetic diversity (Nei's gene diversity=0.0565) with average similarity index 0.9692 and average genetic distance 0.0312, respectively. Erratic allele frequencies in this salmon population were observed. Predictions of their direction and trend are virtually impossible. Both NJ dendrogram and PCA analysis indicated the investigated individuals can be divided into three main clades. The study of genetic variation of AFLP indicates a strong pattern of spatial and geographic structuring in existing Formosa landlocked salmon. We hypothesize that wild Formosa landlocked salmon populations that existed historically in the mainstem Cawan Stream may have formed core populations for regional metapopulations. Human development has altered the organization of salmon populations, and has consequently changed metapopulation organization. Effective conservation of Formosa landlocked salmon should be based on a thorough understanding of their genetic structures and migration (movement) patterns. Re-establishment of metapopulation structure among Chichiawan Stream salmon subpopulations would function to slow the loss of diversity in the presently isolated populations. We also provide some restocking advice for fisheries managers.

Within four subspecies of cherry salmon (*Oncorhynchus masou*), three occur in Japan: Masu (*Oncorhynchus masou masou*), Amago (*O. masou ishikawae*) and Biwa (*O. masou* subsp.) salmon. The fourth subspecies, Formosa landlocked salmon is found in the southern geographical limit of the *Oncorhynchus masou* complex. Historically, the scientific name and systematic position of the Formosa landlocked salmon has been an exceptional subject of controversy, as the scientific name has been changed four times. We apply AFLP to resolve the controversy and analysis 782 polymorphic sites distributed across the genomes. The reconstructed phylogenetic tree strongly supported the view that Masu, Amago, Biwa, and the Formosa landlocked salmon should be grouped as four distinct subspecies. In particular, the Formosa landlocked salmon is clearly separated from the other three groups, indicating that it is not a separated local population of Masu salmon.

Traditional morphology-based species identification is impossible for salmon eggs and larvae that without clearly defined morphological features. We successfully generate a genetic marker to aid traditional taxonomy and investigate the integrity of the current taxonomic status among members of cherry salmon complex. Molecular marker, in combination with traditional morphological identification, is a promising tool for identifying four closely related subspecies of cherry salmon complex.

**Keywords:** Taiwan 、 Formosa landlocked salmon 、 cherry salmon 、 molecular marker

# 第一章 前言

陸封型台灣鮭魚(櫻花鉤吻鮭; *Oncorhynchus masou formosanus*)為台灣特有的珍稀魚類。據推測,它是冰河時期為躲避嚴寒或迷途而到台灣。後來,由於冰河消退、氣溫上升、河川變遷、襲奪、棲地改變、陸封或迷失歸途等因素,台灣鮭魚無法再洄游至大海,滯留於台灣逐漸演化為陸封鮭魚,是分佈於地球北半球最南端的鮭科魚類(林等,1987、1988;郭,2000a;鄧,1959;Gwo et al.,1996、1999)。因其地理位置的獨特性,台灣鮭魚在日本治台時期就被列為天然紀念物刻意保護(林等,1987、1988;林和張,1990;周等,2006)。但自20世紀40年代以來,因為人類活動頻繁,破壞棲地、污染環境和過度獵撈捕等因素,使得台灣鮭魚的分佈範圍和數量銳減(林等,1987、1988;Healey et al.,2001)。目前生存區域僅限於大甲溪上游支流七家灣溪上游五公里的範圍內,族群數量急劇起伏變動,數量最少時甚至僅存三百餘尾(曾,2005)。鑒於台灣鮭魚在保育生物、生物多樣性保護和生物學地理學研究上的重要意義,政府保育單位將其奉為“國寶”魚優先進行保護。近年來,在雪霸國家公園的銳意努力下,逐步改善棲地環境,並進行台灣鮭魚的人工繁殖,歷史棲地復育放流,使得鮭魚的族群數量有某程度的恢復。然而,台灣鮭魚族群數量本來就較少,又因為每年颱風山洪等天然災變,使得族群數量起伏變動頻繁(曾,2005)。此時極易發生遺傳瓶頸效應、導致遺傳漂變和近交衰退,造成群體中某些對偶基因喪失多樣性,遺傳變異程度下滑,族群的演化潛力和適應環境變化的能力也隨之降低(林等,1987、1988;吳和郭,2000;郭和沈,2006;Gwo et al.,1996、1999)。因此,深入研究其遺傳多樣性,瞭解台灣鮭魚的基因結構,是估算其族群演化潛力,提供管理者擬定有效保育策略的重要資訊。

隨著分子生物學技術的快速發展,在保育遺傳學的研究領域中日益廣泛的使用各種分子標記,以估算族群的遺傳多樣性及親緣關係。例如隨機擴增多樣性 DNA(RAPD)、擴增酶切片段長度多樣性(AFLP)、微衛星標記(Microsatellite)和粒線體 DNA(mt DNA)序列分析等技巧(Liu and Cordes,2004)。其中 AFLP 標記被認為是最靈敏、有效的分子標記之一,它結合了 RFLP 的準確性和聚合酵素鏈鎖反應(PCR)的高效性,具有所需樣本量少、實驗結果穩定可靠、再現性高、多樣性檢出率高等優點,非常適合做為分析族群遺傳多樣性的工具(Bensch et al.,2005)。

我們已經成功的利用 AFLP 分子標記標誌所有採獲的野生台灣鮭魚個體,並估算野生族群的遺傳多樣性。根據我們 2006 年調查台灣鮭魚遺傳多樣性的結果(調查樣本為 2005 年所採集),發現七家灣溪第 1 至 3 號壩間的台灣鮭魚族群遺傳多樣性偏低( $H_e = 0.0369$ )(郭和徐,2006),並且和 2005 年的調查結果(調查樣本為 2004 年所採集)相比,有下降的現象(由

0.08 下降至 0.0369) (郭和徐, 2006)。在族群遺傳結構方面, 由過去連續二年 (2004 年和 2005 年) 台灣鮭魚樣本皆可分成二大群, 暗示七家灣溪 1 至 3 號壩間存在二個主要次族群(clade; 郭和徐, 2006)。而此現象是由於台灣鮭魚原本與生俱來的移動模式所形成的關連族群 (metapopulation) 現象, 亦或是防砂壩阻隔分割棲地效應的影響, 還是過去數次人工魚苗和仔魚放流所造成的歷史痕跡, 仍需做更多的後續研究和觀察方可釐清。

在保育台灣鮭魚任務中, AFLP 展現其強大的功效與潛力。例如在辨識近緣物種及雜交種的研究中, 保育類物種和非保育的近似種一旦發生雜交造成基因滲入時, 便會在保育及分類上產生極大的困擾。近年來台灣有業者引進可與台灣鮭魚雜交的日本櫻鮭 (*Oncorhynchus masou masou*) 進行養殖, 若不慎放流至七家灣流域與台灣特有種的台灣鮭魚交配, 則後果勘虞。幸好 AFLP 具有區分親本和雜交種的鑑識能力。Young 等(2001)利用 AFLP 成功的區分出虹鱒 (*Oncorhynchus mykiss irideus*)、割喉鱒 (*O. clarki clarki*) 及其等雜交種的後代。其次, 在建構近緣物種的親緣關係方面, 由於 mtDNA 僅視為一個基因座, 因此在快速演化或演化時間較短的相近物種或品系中, 必需搭配多個獨立的基因座進行分析, 以避免建構出基因演化樹而非物種演化樹 (Moore, 1995; Nei and Kumar, 2000)。而 AFLP 是對整個基因組進行掃描, 並提供大量的位點, 被認為比 mtDNA 定序更為可靠 (Albertson et al. 1999)。目前已被應用在多個相近物種的系統發生研究上 (Wang et al., 2004; Buntjer et al., 2002; Sullivan et al., 2004; Giannasi et al., 2001)。

## 第二章 材料與方法

### 2.1 材料

台灣鮭魚採集自雪霸國家公園台中縣大甲溪上游的支流七家灣溪，於2004及2005年繁殖季節(10月到11月)時，以手拋網的方式採集活魚，待魚上岸後，立即剪取脂鰭並儲放於95%乙醇中。2004與2005年分別自一號壩到三號壩之間長約5公里的的河段(圖 1)採集28尾及30尾台灣鮭魚樣本。2006年採集自第一號壩到三號壩之間、第三號壩到七號壩之間和七號壩至桃山瀑布間的河段，數目分別為110尾、40尾、50尾共200尾(圖 1)。此外19尾人工繁殖的台灣鮭魚個體來自雪霸國家公園台灣鮭魚生態中心。

櫻鮭家族親緣關係研究的樣本中，18尾台灣鮭魚樣本來自台灣鮭魚生態中心的人工繁殖個體；10尾石川鮭及3尾琵琶鮭來自日本國三重縣國立日本水產養殖研究所；3尾陸封櫻鮭採自長野縣、5尾櫻鮭來自北海道熊石水產試驗場(日本、北海道)；6尾虹鱒來自台灣養殖場(台灣、金山)，5尾樺太鮭來自日本北海道的附近的太平洋海域(日本、北海道)。櫻鮭家族計數形質研究中，櫻鮭與石川鮭樣本來源同前，台灣鮭魚為2000至2004年間採集自七家灣溪的野生個體。

### 2.2 建構AFLP指紋圖譜

用苯酚/氯仿/異戊醇粹取法粹取台灣鮭魚的基因組 DNA，並經過 1%瓊脂糖凝膠電泳(Agarose gel)檢測 DNA 的完整性。DNA 的濃度用 HITACHI U-2001 紫外分光光度計測定，並用 ddH<sub>2</sub>O 把所有個體的 DNA 樣品濃度調至 50ng/μl。

根據 Vos 等(1995)提供的 AFLP 方法和步驟，購買並合成試劑，進行酶切及擴增反應。最後以 6.5%的變性聚丙烯醯胺凝膠進行電泳，以銀染法顯像。待膠風乾後，以 HP ScanJet 5370C 掃描保存。細節請參考我們以往的研究報告(郭和徐，2006)。

### 2.3 數據處理

分別以 1 和 0 代表每個個體在電泳板上某一遷移率處有或無擴增片段(band ; fragment)出現，並將此處視為一位點(基因座;locus)，將上述獲得的 AFLP 指紋圖譜轉換成 1 和 0 構成的數字矩陣，在 Microsoft Excel 中以 GENALEX 6(Peakall and Smouse, 2006)計算各樣本間(不同採樣地、或採樣年份)的擴增片段數目(No. of bands)、多樣性片段數目(No. of Polymorphic bands)及其比例(Percentage of Polymorphic bands)、特有片段數目(No. Private Bands)、遺傳多樣性指數(Gene diversity; Mean Heterozygosity、He)(Nei,1973)等。相似系數 (Similarity Index):  $S_{ij} =$

$2N_{ij}/(N_i+N_j)$ (Lynch, 1990)、遺傳距離 (Genetic distance; Nei and Li distance; Dice coefficient):  $D = -\ln S$  (Nei and Li, 1979)、遺傳分化指數 (Fixation index,  $F_{st}$ ):  $(H_t - H_s)/H_t$  (Wright, 1951) 等則依公式在 Microsoft Excel 中以王等(2000)所開發的 Excel 巨集程式計算。

台灣鮭魚遺傳結構的歸類分析(Assignment analyses)首先使用 GENALEX 6 進行主成份分析(PCA)，並將前三個特徵值 (Eigenvalue)轉換至數學演算軟體 Matlab 中進行 3 維座標作圖。另外使用 STRUCTURE Version 2.2 軟體(Falush et al. 2007)進行個體親緣關係成份分析，設定親源族群數  $K = 4$ 、周期長度(Length of burn-in period)5000、MCMC 模擬重覆次數(Number of MCMC repeats) 5000，隱性位點模式 (Recessive alleles model)。利用 Network 4.1 和 MVSP v3.1 軟體做主成份分析(PCA; Principal component analysis)。最後標繪兩年來野生台灣鮭魚族群中，58 條顯現多樣性擴增片段 (polymorphic band) 對偶基因座的頻度，觀察其變動走向和趨勢。

台灣鮭魚遺傳結構的演化樹由 Freetree 軟體 (Hampl et al., 2001)，以 Dice index (Nei and Li, 1979)、及 NJ (Neighbor-joining method) 法所建構，並進行 1000 次的 bootstrap 檢定，以評估演化樹的可靠性，最後使用 MEGA3.1 (Kumar et al., 2003) 軟體重繪演化樹。櫻鮭家族親緣關係的演化樹建構則是將 AFLP 指紋圖譜轉化的數字矩陣輸入至 PHYLIP v3.67 (Felsenstein, 1989)，將每個片段視為辨識切位為 16 個鹼基對的限制酶所形成的差異片段 (Wang et al., 2004)，以 RESTDIST 計算遺傳距離、SEQBOOT 進行 1000 次重覆，再以 NEIGHBORNJ 使用 NJ 法(Neighbor-joining method)建構演化樹，最後以 CONSENSE 統整，TreeView 重製演化樹後輸出(Page, 1996)。

## 2.4 計算櫻鮭家族計數形質

我們以 X 光 (40MVP 80 秒)、光學顯微鏡 (Olympus)、透明魚骨標本等方法對櫻鮭家族中的櫻鮭、石川鮭、台灣鮭進行形態學計數形質研究，並與早期的文獻進行比較。

## 第三章 結果

### 3.1 台灣鮭魚遺傳多樣性分析 (2004和2005年樣本)

在58尾台灣鮭魚DNA樣品中 (2004年的樣本共28尾、2005年的樣本共30尾)，共使用3對不同的選擇性引子對 (E-AGC/M-CTT、E-AGC/M-CTG、E-AGG/M-CTG)，獲得196個有效的擴增片段(位點)(表1)，小大介於100-400bp之間。其中138個片段 (70.41%) 為族群的全部個體共有；其餘58個片段(29.59%)僅見於部分個體，表現多樣性(表1)。在2004年的樣本中，擴增片段數為191個，多樣性片段數39個 (20.42%)(表1)；2005年的樣本共有擴增片段數177個，多樣性片段數34個(19.21%)(表1)。2004年樣本與 2005年樣本在全部樣本中多樣性片段的出現頻率如(圖2)。2004年樣本的遺傳多樣性指數為 0.0450、平均遺傳距離為 0.0329(表1)；2005年樣本的遺傳多樣性指數為 0.0544、平均遺傳距離為 0.0233(表1)；全部樣本的遺傳多樣性指數為 0.0565、平均遺傳距離為 0.0312(表1)。2004年樣本與 2005年樣本間的平均遺傳距離為 0.034。觀察兩年來野生台灣鮭魚族群中顯現擴增多樣性的對偶基因座頻度的變動，發現在2005年所有58條多樣性擴增片段 (polymorphic band) 中，22條(約三分之一)擴增多樣性對偶基因座已僵化而被固定 (Frequency of band;  $F = 100\%$ )，另 21條(約三分之一)擴增多樣性對偶基因座則已遺失 ( $F = 0\%$ )。其餘15條的對偶基因頻度尚保持活力 (圖 2)。

台灣鮭魚(樣本數 60尾，但成功有效樣本為 58尾)的平均遺傳距離為 0.0312，遺傳相似度為 0.9692，Nei遺傳多樣性指數為 0.0565。圖 3為以 Nei's 遺傳距離及NJ法所構建的演化樹歸類圖。58尾野生台灣鮭魚可以分成三個主要系群 (clade)。系群 1共有36個個體，包括來自2004年的 (A3、A4、A9、A12、A13、A15、A16、A17、A18、A19、A20、A21、A22、A23、A24、A25、A26、A27、A28、A29、A30) 及 2005年的 (B2、B7、B8、B9、B13、B15、B18、B20、B21、B22、B23、B24、B25、B26、B27)。系群 2共有13個個體，包括來自 2004年的 (A8) 及2005年的 (B1、B4、B5、B6、B10、B11、B12、B14、B16、B17、B19、B28)。系群 3共有9個個體，包括來自2004年的 (B3) 及2005年的 (A1、A2、A5、A6、A7、A10、A11、A14)。2004年族群主要由系群 1 和系群 3中的A組成，而 2005年族群主要由系群 1 和系群 2中的B組成。

### 3.2 台灣鮭魚遺傳結構分析 (2006年樣本)

由2006年在七家灣溪野外及養殖族群所採集的全部200尾台灣鮭魚樣本中，選取DNA品質及濃度適當的樣本進行AFLP指紋圖譜的建構，一共分析157尾台灣鮭魚樣本 (台灣鮭魚生態中心18尾、第1~2號壩間53尾、第2~3號壩間9尾、第3~7號壩間27尾、第7號壩至桃山瀑布

間50尾)(圖1)。使用四對不同的選擇性引子對(E-AGC/M-CTT、E-AGC/M-CTG、E-AGG/M-CTG、E-AAG/M-CAA)，共獲得105個有效的擴增片段(位點)，大小介於100-400bp之間。其中40個片段(39.1%)為全部的樣本所共有；其餘 65個片段(61.9%)僅見於部分個體，表現多樣性(表 1、圖 4)。在五個不同的採集點中(台灣鮭魚生態中心、第1~2號壩間、第2~3號壩間、第3~7號壩間、第7號壩至桃山瀑布間)分別獲得101、103、103、104和105個片段。多樣性片段數目及其百分比依次分別為 2(1.9%)、31(29.52%)、21(20%)、20(19.05%) 和 45(42.86%)。全部樣本的遺傳多樣性指數為 0.126、平均遺傳距離為 0.001。而不同採樣點 (台灣鮭魚生態中心、第1~2號壩間、第2~3號壩間、第3~7號壩間、第7號壩至桃山瀑布間)的遺傳多樣性指數及遺傳分化指數 (括號內) 則依次分別為 0.006 (0.95)、0.074 (0.412)、0.082 (0.348)、0.055 (0.562) 和 0.125(0.009)(圖 5)。以遺傳多樣性指數 (He) 及Structure分析的族群結構分化指數 (Fst) 可明顯看出以第七號壩以上的多樣性最高 (He = 0.125)而台灣鮭魚生態中心 (He = 0.006)的多樣性最低，分化指數最高(Fst = 0.950; 圖 5)。以主成份分析 (PCA)，可發現 2006年各採樣點的台灣鮭魚族群都存在著一個主要的核心系群 (圖 6)。第一主成份 (Coord. 1) 佔全部變異的29.76%，第二主成份 (Coord. 2) 佔 19.87%，而第三主成份 (Coord. 3) 佔 15.51%(圖 6)。

### 3.3 櫻鮭家族的分辨鑑定與親緣關係

我們共分析了六種鮭魚 (*Oncorhynchus mykiss*, *O. gorbusha*, *O. masou ishikawae*, *O. masou masou*, *O. masou subsp.*, *O. masou formosanus*) 48個個體，每個種類最少使用三尾。7個選擇性引子對 (E-ACA/M-CAC, E-ACC/M-CAC, E-ACC/M-CAT, E-ACG/M-CAT, E-AAC/M-CAC, E-ACG/M-CAC, E-ACA/M-CAA) 共得到782個有效的擴增片段 (大小介於100-350bp)，114(15%)個片段為六種鮭魚所有共有，其中77個片段(10%)出現於全部個體中。每個個體產生的擴增片段數介於315-429間 (表2)，每種鮭魚的擴增片段數介於337(樺太鮭)至 522(石川鮭)之間 (表2)，多樣性片段比例由 11.5% (琵琶鮭) 至 41.3%(石川鮭) (表2)，展現不同的遺傳多樣性。虹鱒與樺太鮭具有多個特有條帶(特異片段; 圖 7)，而櫻鮭家族間亞種特有條帶如 (圖 8)，從1(石川鮭)至11(台灣鮭)不等(表3)。六種鮭魚的種間平均遺傳距離從 0.1602(石川鮭與櫻鮭)至 0.7148(虹鱒與樺太鮭)(表4)，種內平均遺傳距離從 0.0292(台灣鮭)至 0.1026(石川鮭)(表4)。

以NJ法所構建的演化樹顯示櫻鮭家族的四個亞種聚為一群，而虹鱒與樺太鮭各為一群 (圖 9)。在櫻鮭家族中則是由琵琶鮭與石川鮭先聚為一支，而後是櫻鮭，最後是台灣鮭，其主要分支皆受到統計上Bootstrap的高度支持(圖 9)。

### 3.4 計算櫻鮭家族計數形質

我們發現以X光(圖10A,B)及透明魚骨(圖10D)調查骨骼鰭條計數形質,可得到比過去以光學顯微鏡(圖10C)及解剖(圖10E)更精準(範圍及標準偏差都更小)的數據(表5,6,7)。另外除背鰭鰭條數與過去文獻差異較大外(表8),在臀鰭鰭條數(表9)、及脊椎骨數皆無明顯差異(表10)。

## 第四章、討論

台灣陸封型鮭魚屬冰河時期孑遺的活化石，是台灣家喻戶曉的保育明星物種。由於人類活動（農業、旅遊、伐木、過度獵捕等）、地球暖化氣候變遷氣溫逐年上升、棲地環境遭到破壞及污染，防砂壩阻隔零碎化族群和棲地等等原因，野生台灣鮭魚族群數量急劇減少，近親繁殖，族群基因同質化，基因庫萎縮，其遺傳資源遭到嚴重破壞。遺傳多樣性是一個物種長期存在和發展的基礎，為了保護族群的遺傳資源，研究現存族群的遺傳多樣性自然十分緊迫和重要。本研究利用AFLP分子標記技術測得台灣陸封型鮭魚之多樣性位點出現頻率遠低於目前已發表數種魚類（海水大黃魚 (*Pseudosciaena crocea*)、真鯛 (*Pagrus major*)、牙鯧 (*Paralichthys olivaceus*)、紫紅笛鯛 (*Lutjanus argentimaculatus*)、野生青海裸鯉 (*Gymnocypris przewalskii*) 和日本兩鱒) 的多樣性，在在說明台灣鮭魚的遺傳多樣性很低。而且2005年台灣鮭魚族群個體間的相似系數平均為0.9633，個體間的遺傳距離平均為0.0374都比2004年之值（平均相似系數 0.946，平均遺傳距離 0.055）低，這很可能是因為台灣鮭魚族群數目已非常的小型化，有效族群數目偏低。同時，族群獨特的條帶也逐年遞減，2005年擴增多樣性對偶基因座的頻度比2004年消失更多，波動震幅更大，我們根本無法預測族群對偶基因頻度未來的趨勢和走向。台灣陸封鮭魚已經表現出典型小族群遺傳基因漂變的現象。因此在個體數變動的機率（量變），與遺傳的時機（質變）兩種原因交替惡性循環下，野生台灣鮭魚族群彷彿陷入了滅絕的漩渦而無法自拔，導致族群遺傳之異質性和基因多樣性不斷喪失，總遺傳變異下降，遺傳多樣性也就直直滑落。

本研究採樣地區（由第一號防砂壩到第七號防砂壩長六公里的七家灣溪流）上游有桃山瀑布(高度約40公尺)天險阻隔，下游被第一號防砂壩(高度10公尺)切割，完全杜絕族群內的魚隻會更往上游上溯移出，以及外來魚隻由下游上溯加入研究族群的可能性。Sakata 等（2005）在日本國九州的葉木川高山上游，一段被瀑布和攔砂壩所隔離出的2.5公里河段對陸封河川溪流型（fluvial form）櫻鮭進行了連續三年的櫻鮭活動行為調查。利用標記放流再捕捉（mark-release-recapture; mark and recapture）研究方法，他們發現河川溪流型的陸封櫻鮭具有定居的傾向，大部分的個體(78%)都生活在固定的深潭中，平常移動距離有限（75~100公尺）。Nakano 等（1990）發現石川鮭（amago）成魚多聚集於深潭。即使到了繁殖季節，移動的個體比例也沒有顯著的提升，然而雄魚在繁殖季節的行動遠比雌魚活潑，推測和雄魚積極尋求配偶有關。台灣陸封鮭魚是日本櫻鮭的一個亞種，外部表型和日本陸封櫻鮭(山女)雷同。由於台灣大甲溪七家灣溪的溪流環境類似日本九州和本州中部 Kumozu 河高山溪流之研究地段，我們認為同屬高山溪流之台灣鮭魚應該也會有類似日本陸封櫻鮭和石川鮭

在高山溪流棲地移動的行為模式。牧口等(2006)利用遙測追蹤，發現產卵期之台灣鮭魚多在放流點定居（500公尺），但仍有少數個體會往河川上下游做長距離（2.5公里）移動。廖林彥 (2006, 2007)植入無線電微小發報器的研究亦發現台灣鮭魚以深潭為據點，做密集短距離（20~70公尺）往上下游的往返移動。台灣鮭魚會隨體型大小在不同季節移動選擇棲地，空間分佈依生活史時期而異。本研究連續三年以AFLP分析台灣鮭魚族群的遺傳結構，發現每年的台灣鮭魚族群可大分成兩大主要系群 (clade、次族群)。2006年各採樣點(台灣鮭魚生態中心、第1~2號壩、第2~3號壩、第3~7號壩、第7號壩至桃山瀑布)，亦即每個被防砂壩切割的區段都有由一個主要次族群和數個小次族群形成一個關聯族群。因此我們推測目前棲息於七家灣溪流中所有台灣鮭魚是一個族群。第一號防砂壩到桃山瀑布下游間，長七公里的七家灣溪流中由一個主要台灣鮭魚系群和數個，共同組成一個關連族群 (metapopulation)，並且極可能以由兩種不同的移動模式(定居和長距離移動; resident及mobile types)，充分利用不同地理空間內相異的棲地環境，頻繁進行遷入和遷出穿梭移動，靠著彼此互相的交流，維持現存於第一號防砂壩到桃山瀑布的七家灣溪流中台灣鮭魚族群的遺傳多樣性。一般由於棲地縮小、族群數目銳減、由少數雄魚獨佔交配權窄化有效族群數目、近親繁殖、遺傳飄變等因素基因同質化嚴重，防砂壩上游鮭魚族群的遺傳變異應該比防砂壩下游鮭魚族群的遺傳變異低。但是七號壩以上防砂壩上游台灣鮭魚族群的遺傳變異佔所有調查台灣鮭魚族群遺傳變異的99%，顯著的比七號壩以下台灣鮭魚族群的遺傳變異高。顯然人為干擾(污染、深潭消失、棲地單純惡化、大量放流由有限種魚數目孵化養殖的同質魚苗等)明顯影響七號壩以下台灣鮭魚族群的遺傳結構，扼殺遺傳變異，加速台灣鮭魚基因的同質化。

關聯族群是由一組遷入和遷出的次族群 (Subpopulation) 組成，亦即關聯族群是由空間上彼此隔離，而在功能上又相互聯繫的兩個以上的次族群組成的族群綴塊系統，聯繫次族群之間的功能主要靠綴塊間生物個體的交流。因為鮭科魚類善於巧妙利用豐富且多變的所在棲地環境，演化出可塑、有生命力、可持續、具適應性的順應局所 (local adaptation) 生態環境的多樣形質 (表型、生活史、生態、行為、遺傳等) 以應對詭異險惡善變的逆境，鮭科魚類是詮述關聯族群概念典範的代表物種。例如鮭科魚類因應食物和棲息環境的瞬息變化，為了生存和繁衍，生活史時期往返於不同生息場所 (種魚的產卵場、成魚的育成場和稚魚的育幼場，形成一個魚類迴游環)。包括櫻鮭 (*Oncorhynchus masou*) 在內的各種鮭科魚類 (Salmonidae)，多屬於為了產卵由海洋上溯河川的河海迴游魚類中的溯河迴游型魚類。同一物種甚至還有陸封型族群，例如紅鮭 (*Oncorhynchus nerka*) 的生活史就有降海迴游、河川殘留型及陸封湖泊型 (kokanee)。由於河川棲地的微棲地多呈異質性，頗有差異

而且時刻演化，因此回到河川的鮭科魚類必須經常移動，趨吉避凶以求最佳利用週遭環境的條件。我們推測過去棲息於七家灣溪主流的台灣陸封鮭魚，曾是形成七家灣溪流間各地域關聯族群次族群的主要核心族群。

組成關聯族群的某個次族群可能喪失遺傳變異，甚至滅絕，但其他次族群的個體會遷入提供種源，甚至在某個次族群滅絕後再殖民成立新次族群，重建關聯族群的遺傳多樣性。所以關聯族群是由經常局部性滅絕，但又重新定居而再生的族群所構成的一群(次)族群。台灣鮭魚現多僅存於短短七公里長的七家灣溪流中，族群數量波動起伏幅度極大，族群生存在充滿綴塊零碎化的景觀中，由本研究顯示 29.59%條帶的多樣性僅為少量個體所擁有，這意味著這些對偶基因在族群中的分佈頻率很低，遺傳基因極端萎縮。但台灣鮭魚仍然擁有複雜的移動行為模式之生活史，和少許遺傳變異，正反應出現存的台灣鮭魚是一個相對獨立地理區域內各個地域次族群的集合，這些地域次族群仍透過某程度的個體遷移而連結在一起，其棲所尚存在有龐雜度，因此保護棲地的多樣性及地景結構的就地保育 (*in situ*) 正是維持台灣鮭魚關聯族群永續生存的核心。所以我們應該要防止棲地環境的繼續零碎化，更積極的作法則是要求興建生態廊道，以促進次族群物種個體間的基因交流。

了解鮭魚的移動模式和棲地空間需求，使台灣鮭魚能夠成功完成次族群個體之生活史，是重建和復育物種的關鍵。改善台灣鮭魚在七家灣棲息環境之品質、擴大其棲地面積、增加其棲地數量、和減少台灣鮭魚的移動障礙，盡量維持各個關連族群間的交流，減少獨特的對偶基因之丟失是就地保育、分散風險，降低物種滅絕機率，保護殘存的台灣鮭魚之當務之急。

## 4.1 防砂壩對河川生態的影響－以日本河海洄游的雨鱒為例

理論上防砂壩具有可穩定山坡腳防止崩坍、攔阻或調節河岸砂石、減緩河床坡度防止縱橫向沖蝕、控制流心抑制亂流、配合整流、涵養水源補注地下水等效果，興建防砂壩有助於水土保持。不過，對生活在其間的水族生物、尤其是往返河海生活的鮭科魚類來說，水庫和防砂壩分割其棲息地，是非常討厭和致命的。台灣河流總長約 3000 公里，日治時期開始引進現代水利技術，至 1991 年為止可記錄的防砂壩共有 2855 座，水庫 100 餘座。平均每一公里河川至少有一座河川橫斷結構物（防砂壩、固床工、堰提和水庫等）。當河川被切割時，對生活其間的水生生物，尤其是行河海洄游的鮭鱒魚類之生態會造成什麼樣的致命打擊？河川被切割後會有什麼後果？我們以具體的日本數據討論迄今調查所發現，興建河川橫斷結構物對日本北海道河川中的原生在地物種－雨鱒(AMEMASU 又稱 IWANA，學名 *Salvelinus leucomaenis* 圖 1)所造成的影響。



圖 1、雨鱒(AMEMASU 又稱 IWANA。日本漢字寫為岩魚，Japanese white-spotted charr 或譯為日本白斑紅點鮭。學名 *Salvelinus leucomaenis*)。本相片樣本全長 26 公分，採集自日本北海道函館。雨鱒和鮭魚有同樣的生活史，成長過程必須下海，再溯河回母川產卵。雨鱒性喜冷水，日本的雨鱒是全世界白斑紅點鮭分佈中，緯度最低，也即分佈的最南限。因此日本的雨鱒多不降海（太熱），一輩子陸封於冷水性河川之源頭。僅在北海道發現過降海的日本雨鱒。據推測在冰河時期日本的白斑紅點鮭應該也是往返於河海之間，進行降海成長，溯河產卵的兩側洄游生活史。但隨著冰河期的消退，氣候暖化，白斑紅點鮭遂被陸封於河川上游。被地理隔絕的每個河川中之白斑紅點鮭，由於完全封鎖各地域族群彼此間遺傳基因的交流，經過長年累月演化的結果，各自獨立演化出自己的族群特徵。20 世紀中期，隨著人類開發的腳步，各具不同遺傳特徵的白斑紅點鮭隔離族群，飽受棲地縮減、人為濫捕過漁、農業觀光活動等的威脅。日本中部以西尤其嚴重。紀伊半島的白斑紅點鮭族群已被 IUCN 列為瀕危物種，處境和台灣鮭魚一模一樣。

## 1、物種之多樣性減少

所有棲息於河川溪流的水生生物中，以魚類體形最大，活動力較強，須較大活動空間，因此河川橫斷結構物對魚類的影響也最明顯。依據世界各地的研究報告，發現河川橫斷結構物會切割河川、阻斷河川與海洋的連續性，河海洄游性水生生物往往在河川橫斷結構物以上的河川上游消失了身影，而導致物種多樣性的減少，甚至消失。即使不降海、在河川中大範圍移動的河川迴游性魚類 (potamodromous fish)，在被河川橫斷結構物切割隔離的狹小區間也很難生存。像這樣水壩上游物種數目的減少，以往在台灣河川上游可以看見的鱸鰻、白鰻；日本河川上游可以看見的鮎、湯鯉、鰕虎等洄游性的魚類，其分佈只好侷限於河川橫斷結構物的下游或慘遭滅絕。這種因為興建河川橫斷結構物，而出現其上下游水域中生存物種數目的差異，或許與河川橫斷結構物的存在無關，而肇因於河川上下游棲息環境的差異。不過經過科學的嚴謹調查分析後，證實河川被切割，族群零碎化後，不但物種的數目確實會減少，而且物種的多樣性會縮減。

由於興建水壩而導致河川物種數目減少的情形，不僅在魚類司空慣見，一些河海洄游性的沼蝦、對蝦類、毛蟹和二枚貝等，在被與海分隔的河川中其物種數目也會減少。因為毛蟹、沼蝦和斑節對蝦類在生活史之眼幼蟲的初期發育階段必須待在海水中，沒有鹽水的滋潤就會死亡。因此毛蟹、沼蝦和對蝦類一直滯留在淡水水域是無法生存的。另一方面，據說許多二枚貝類的幼體寄生在雨鱒和山女魚（日本櫻鮭的陸封型）等鮭科魚類的鰓和鰓，跟隨這些魚類一起移動。因此，若宿主的鮭科魚類無法生存時，這些二枚貝類也會滅亡。實際上，日本北海道的阿寒川，雨鱒的漁獲量和川真珠貝的再生產量就息息相關，顯然川真珠貝要維持其族群之永續就不可缺少洄游魚類。二枚貝類的生物特徵是成長緩慢、壽命很長，據說川真珠貝之壽命超過 100 年，10 公分大小的貝約為 60 歲。因此，因興建水壩而使該物種完全消失須經過相當長的歲月。台灣和日本的河川因水壩而變得支離破碎的情形是近 30 年左右的事，今後壽命長的生物瀕臨滅絕的情形會越來越明顯。

## 2·物種因族群小型化導致滅絕

興建水壩切割河川除了會導致物種數目減少，依據最近的研究也會增加不能洄游到海洋的魚類滅絕的風險。因為即使是不洄游到大海的魚類，也多半以某種程度和其他的族群交流，建立關連族群 (metapopulation) 的關係 (圖 3)。興建水壩會使各族群的棲息地變得狹窄、小型化，更加完全孤立各族群。這種孤立化使得族群的體型變小，也造成組成族群的個體數目變少。日本知利根川上游的野生雨鱒之棲息地，因興建防砂壩導致河川被切割，平均棲息區間為 430 公尺，80% 以上的棲息區間都在 500 公尺以下。棲息在溪流 500 公尺區間的個體數目僅有 100~500 尾左右而已。這種族群的小型化 (小集團化) 將提高此族群滅絕的風險，變成今日保育生物學主要的研究課題。族群的小型化，亦即小集團化，會造成滅絕風險提高的原因，大致可分成個體數變動的機率性 (量變)，與遺傳的劣質化 (質變) 兩種原因。被切割的族群，不但族群個體體型變小，個體數目也驟減，同時將因個體數變動的機率性與遺傳的劣質化而加速族群的滅絕。這種由造成小族群滅絕的複數因子互動加成的惡性循環被比喻成族群被捲進漩渦 (vortex) 中而加速滅絕的狀況，稱為漩渦效應。小族群容易滅絕的原因早在預料之中。不過，現實中的族群顯示小族群集體滅絕過程的研究例子並不多。日本科學家調查在北海道 52 個防砂壩上游的雨鱒滅絕狀況，顯示棲息場所越狹小、興建防

砂壩後的隔離時間越長，雨鱒滅絕的機率就越高。

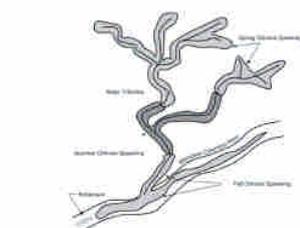
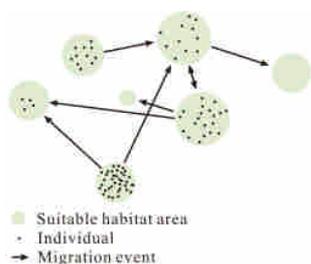


Figure 3.4. A concept of the geographic separation of chinook salmon in a mid-Columbia River subbasin prior to extensive human development. See text for explanation.

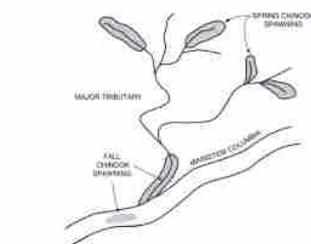


Figure 3.5. Diagrammatic concept of the present geographically fragmented organization of chinook salmon in the Columbia River basin.

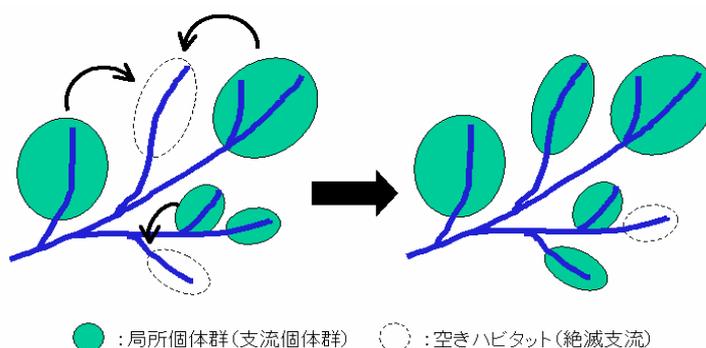


圖1. メタ個体群構造の一例。たとえ局所個体群が絶滅したとしても他の局所個体群からの移入があれば、個体群の再新生(復活)が起こり、全体として長期間の個体群存続が可能となる。こういった局所個体群の集まり(全体)をメタ個体群という。局所個体群の絶滅や新生が起こっていなくても、局所個体群間の移住は『救済効果』としてメタ個体群の存続に重要な役割を果たす。

圖示 1、關連族群(metapopulation)功能之一例。即使地域族群(local population)滅絕(白色虛線圓圈；族群滅絕的河流支流)，別處的地域族群(綠色圓圈；有族群存在的河流支流)可以移入(黑色箭頭)，復活滅絕的族群或再生之，因此互稱為關連族群的全體族群可以長期永續生存。個體群=族群；局所=地域。

圖 3、關連族群 (metapopulation) 的概念。魚類各地域族群的個體以某種程度和其他的地域族群交流互動，建立種亞群的關係 (a)。興建河川橫斷物會切割族群，使各族群的棲地變小、零碎化，更加完全孤立各族群 (b)。這種切割、零碎、孤立作用，使得族群的體型變小，也造成組成族群的個體數目變少。

### 3. 改變生態系—食性、嘴形、成長、水生昆蟲的形態和生活史、物質循環等

由於興建水壩造成河川被分割，不單使某些魚種滅絕，也使生態系的機能產生微妙的變化。例如，日本北海道有很多雨鱒和山女魚混合棲息的河川。不過一旦興建水壩而導致河川與海洋分隔時，山女魚一定會在水壩上游滅絕。因此，為了調查山女魚的滅絕，對雨鱒在生態上的地位產生什麼樣的變化，日本科學家比較水壩上游雨鱒單獨棲息的區域，與水壩下游山女魚和雨鱒混和共同生存區域之雨鱒的食性。結果發現水壩上游的雨鱒不論任何年齡 (1 和 2 歲)，主要是覓食陸生昆蟲 (71~73%)。不過，水壩下游的 1 歲的雨鱒因為和體長相似的山女魚，競爭陸生昆蟲，1 歲的雨鱒有增加覓食水生昆蟲 (由水壩上游的 27% 增至 45%) 的傾向 (圖 6)。由於水壩上游只有雨鱒生息其間，1 歲雨鱒沒有受到體長相似的山女魚競爭食物之影響，因此多半覓食採餌效率佳的陸生昆蟲

(73%)。而且，水壩上游地區的雨鱒雖然數量很少，或許爲了適應容易捕食掉落下來的陸生昆蟲，嘴形變成下顎比較突出。

棲息於瀑布上游的北美和挪威的虹鱒與棕鱒，族群在遺傳上的成長較瀑布下游的虹鱒與棕鱒遲緩。這是因爲在瀑布上游的物種數目較少，種間競爭緩和。因此與瀑布下游相較之下，對虹鱒與棕鱒成長優異個體之天擇作用變弱。研究日本北海道的雨鱒也同樣觀察到在防砂壩上游比防砂壩下游魚類有遺傳性成長遲緩的現象。此外當作釣餌的蜉蝣，在沒有河鱒的瀑布上游及有河鱒的瀑布下游，其外部形態和生活史迥異。生活在有河鱒的瀑布下游之蜉蝣的幼蟲的尾巴和刺很長，呈現很難被河鱒捕食的體形。另一方面，棲息於瀑布上游的蜉蝣因沒有被河鱒捕食，所以出現可以在水中長期逗留、高齡、大體型的變種。由此可以得知，河川中河鱒之有無，影響水生昆蟲的形態和其生活史。

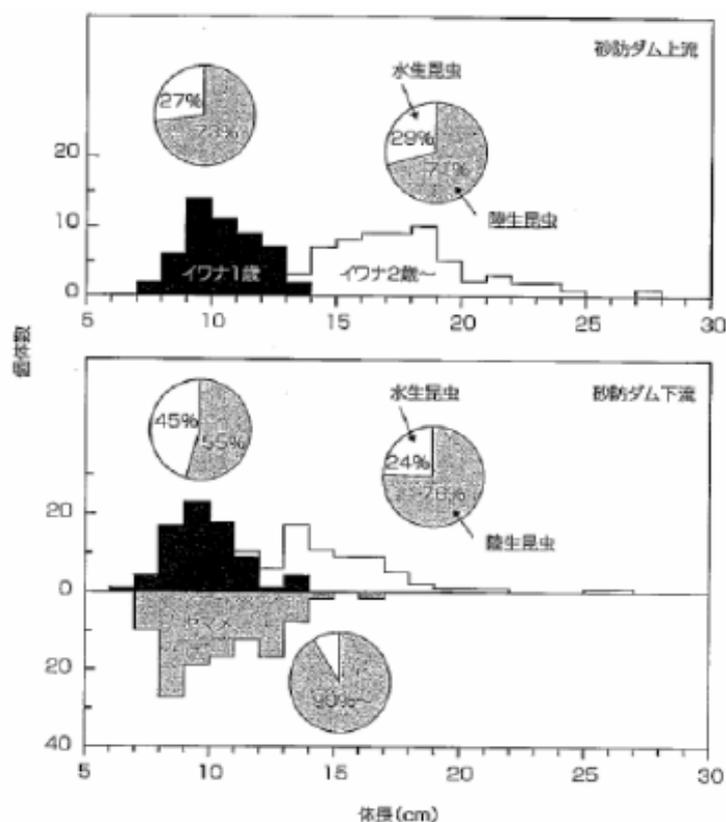


圖4. 防砂ダム上流と下流におけるイワナとヤマメの体長組成および食性 (Morita & Suzuki, 1999を改変)  
円グラフは胃内容物の重量%を示す。ヤマメの食性は他河川のデータで参考値。なお、0歳魚は除く。

圖6. 在防砂壩上游與下游的雨鱒和山女陸封櫻鮭(灰色條形圖)之體長組成及食性。圓形圖表表示胃內容物的重量%。山女魚的食性是以其他河川的數據爲參考值。此外，不包括0歲魚。

越多樣性的溪流棲地，能提供生物越多食物來源和活動空間，滿足魚類完成生活史不同發育階段的生態需求。但防砂壩目的在攔阻砂石，砂石填滿攔沙壩後，河道變寬，流速減緩，深度變淺，

河床上升，原本歧異多樣的急瀨、水潭、卵礫石底質等溪流棲地，丕變成單調同質淺瀨細沙底層的棲地。例如大甲溪上游七家灣河段短短五公里的三座攔砂壩，大幅減少適合台灣鮭魚活動的深潭和產卵孵育的緩流棲地，嚴重負面影響台灣鮭魚族群的結構和生物承載量。

近幾年，降海溯河的鮭科魚類是物質循環的中堅。依據許多的研究其具有使森林和河川富饒的作用。簡言之，產卵後死亡的鮭魚之死屍就變成森林的肥料或動物的餌食（圖 7）。例如，科學家

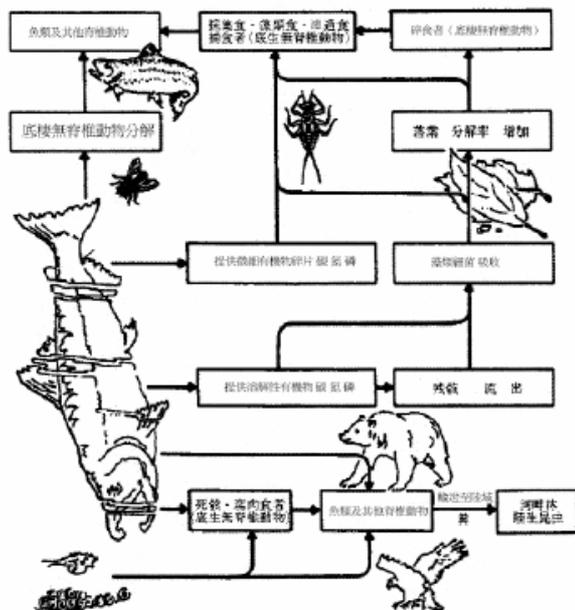


圖 7、降海溯河的鮭科魚類是物質循環的中堅，產卵後死亡的鮭魚之死屍就變成森林的肥料或動物的餌食。

比較阿拉斯加州的鮭魚能溯上的河川，和不能溯上的河川之河畔樹木的生長情形，發現鮭魚能溯上的森林樹木較茂盛。此外，他們也進行同位素的分析，發現鮭魚溯上的森林之河畔樹林的氮，有 2 成以上都是來自鮭魚。樹木成長良好會使河畔林木蒼盛，成為魚類棲息地的漂流木和落葉增加，結果就變成是鮭魚幼魚容易棲息的優良河川。亦即，鮭魚的溯上使森林茂密，而茂密的森林增加鮭魚量，自然界具備反饋的機制。

在美國西部華盛頓州的 Elwa 河，以食物網形式仰賴鮭魚的 22 種鳥類及哺乳類，因興建水壩而從流域消失了蹤跡。我們應該要體認，興建水壩不僅阻隔了河川，也破壞了森林和河川及和海洋生態系之聯繫。

總之由於興建水壩造成河川被切割阻隔，不只是降低物種的多樣性，在生物的競合關係、捕食與掠食的關係、海洋和森林的物質循環之各式各樣的過程中，促使生態系的機能產生微妙的變化。此外還會單調化河川棲息地，因此，應該要更深入進行群聚生態學的研究，俾使在興建水壩時能更正確進行環境影響評估。

#### 4 · 洄游物種喪失洄游性

許多鮭科的魚類，同時擁有終生在河川度過的陸封型（殘留型）、及在河海之間洄游的降海型，兩種不同類型的生活史。早期由於陸封型（殘留型）和降海型鮭魚外表型態有極大的差異，曾經誤認牠們是屬於不同物種。現在科學家已經知道遺傳因素決定鮭魚到底會變成陸封型（殘留型）還是降海型。在被阻隔的河川中鮭魚會逐漸喪失降海的本能。事實上，6,000~7,000 年前被瀑布阻隔棲息於瀑布上游的棕鱒，已完全失去降海的形質。不過，人工水壩的興建最久也才 50 年左右，鮭魚

要在短短 50 年間失去降海的遺傳上形質未免過於倉促。在興建水壩造成失去與大海聯繫的河川中，鮭魚族群到底發生了什麼事？

科學家觀察棲息於北海道，在和海有相連的河川及防砂壩上游的河川中之雨鱒，並比較其生活史。一般在和海有相連的河川都可以同時看見降海型和陸封型（殘留型）兩種鮭魚，而在防砂壩上游的河川中只能看見陸封型（殘留型）鮭魚（圖 9 上）。比較兩種鮭魚銀化的個體數量、亦即降

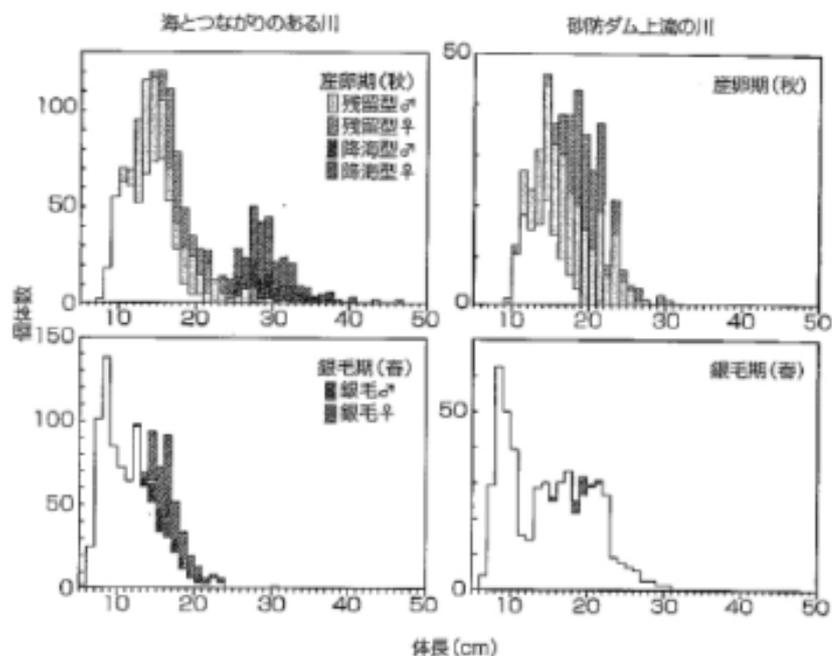


圖 6. 海とつながりのある川と砂防ダム上流の川で、イワナ(アメマス)の個体群構造を産卵期および銀毛期に比較したもの(Morita et al., 2000を改変)(0歳魚は除く)

圖 9. 比較和海有相連的河川（左）及防砂壩上游的河川（右）中的雨鱒在產卵期（上）及銀毛期（下）的族群構造（0 歲魚除外）。

海個體的頻度，發現從防砂壩上游降海的個體數目甚少，只有和海有相連結的河川的 10 分之一（圖 9 下）。亦即，在防砂壩上游因為降海型個體無法溯返、所以也不太降海（但在防砂壩上游，少數銀化的個體都是雌魚，此現象頗耐人尋味）。此外，在防砂壩上游，稚魚的密度甚至低於通常的 5 分之一，一般都認為產卵數較陸封型鮭魚多的降海型鮭魚無法參與繁殖是原因之所在。在海中長大的降海型鮭魚，由於產卵數多，通常都負起鮭魚再生產大部分的重任。科學家推斷在北海道南部的河川，總產卵量的 87% 都是仰賴降海型鮭魚。一般陸封型族群之稚魚密度較低，棲息於英國和瑞典瀑布上游的陸封型棕鱒族群，其魚卵和稚魚的密度也明顯低於棲息於瀑布下游降海型鮭魚的族群。再則，北海道防砂壩上游地區低密度的雨鱒魚卵和稚魚正好是其等成長的契機，因此造成防砂壩上游地區出現極高比率的陸封型鮭魚（圖 9）。亦即，一旦興建防砂壩，降海型鮭魚就無法產卵，造成降海型鮭魚稚魚的密度下降，因此稚魚在河中能充分成長，結果稚魚長大後就不想降海。

為了確認這個假說，研究人員將在和海有相連的河川採集的稚魚移植到防砂壩上游，進行了 4 年的追蹤調查。結果一如預測，移植到防砂壩上游的稚魚成長得非常好，大部分的個體都不銀化、變成陸封型（殘留型）（圖 10）。科學家認為如果水壩上游的稚魚成長狀況不佳，則銀化的個體應會增加。科學家也進行將水壩上游的稚魚移植到和海有相連的河川之逆向操作的研究。不知是否因

爲密度效果造成死亡率很高，幾乎沒有再捕捉到移植魚，結果此逆向操作的研究以失敗收場。不過，一如前所述，到底鮭魚會變成陸封型（殘留型）或降海型也與遺傳有關。遺傳因子雖然是緩慢的，但在防砂壩上游鮭魚確實蓄積了不降海的遺傳基因、亦即定居不遷徙移動的形質。鮭魚在被水壩分割的河川逐漸喪失洄游的遺傳特性，可以由防砂壩上游的兩鱒遺傳了不向下游方向移動的性質的實驗得到確認（圖 11）。

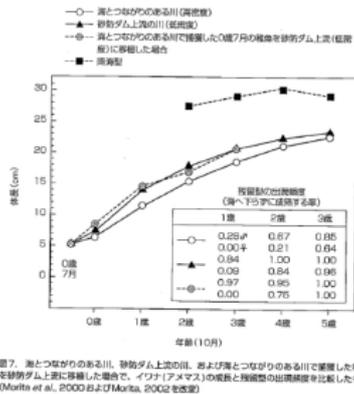


圖 7、海とつながりのある川、防砂ダム上流の川、および海とつながりのある川で繁殖した稚魚を防砂ダム上流に移植した場合、イワナ(アママス)の成長と陸封型(残留型)出現の頻率。■ = 降海型

圖 10、和海有相連的河川(○)、防砂壩上游的河川(▲)、以及將在和海有相連的河川(●)捕獲的稚魚移植到防砂壩上游時，比較兩鱒的成長和陸封型（殘留型）出現的頻率。■ = 降海型

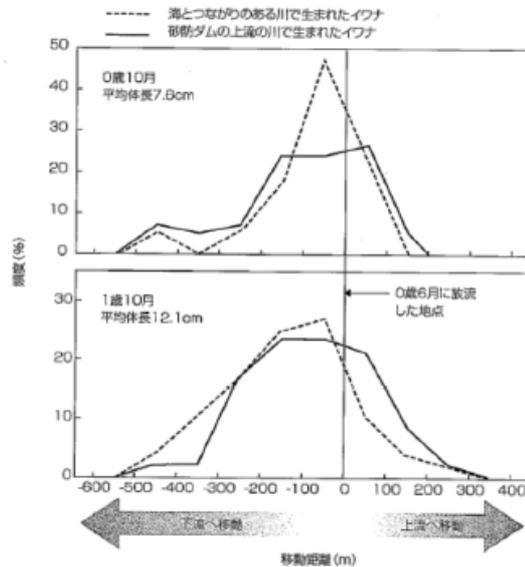


圖 8、海とつながりのある川と防砂ダム上流の川で生まれたイワナの移動パターンを同じ環境条件で比較したもの(Morita & Yamamoto, 2001 および森田未発表データ) 0歳6月から0歳10月までの移動パターンに差はないが、0歳6月から1歳10月までの移動パターンには有意差が認められた。わずかな差ではあるが、防砂ダムの上流で生まれたイワナのほうに、下流方向へ移動しにくい傾向にある。

圖 11、以相同的環境條件來比較在和海有相連的河川及在防砂壩上游的河川出生的兩鱒之移動模式。6 到 10 個月魚齡的魚隻的移動模式沒有差別。不過，魚齡較大者（從 6 個月到 1 歲 10 個月）的移動模式卻出現顯著差異。雖然差異些微，出生於防砂壩上游的兩鱒有不向防砂壩下游方向移動的傾向。

## 5. 對水壩下游區域的影響

對許多鮭魚科魚類來說，河川的上游地區或小支流，是鮭魚的產卵場所和仔稚魚的生息護幼場所，扮演非常重要的生態角色。圖 12 表示在北海道某條小河每個區間之雨鱒的體長結構。由圖 11 可以得知，很多稚魚利用支流，幼魚（成長至某種程度的仔稚魚）才有利用河川主流的傾向。事實上，體長超過 50 公分的降海型鮭魚爲了產卵而溯上至圖上寬度約 1 公尺的小支流。另一方面，雖然最上端的防砂壩之上游也有三條小支流，但降海型鮭魚卻無法利用。因此，在上游或支流興建水壩的話，下游區域的族群會失去對其等卵或稚魚來說是很重要的生長環境。科學家製作棕鱒族群的動態模型，調查上游地區因興建水壩而喪失支流，對整個流域的族群增加率 ( $\lambda$ ) 的影響。動態模型假設在一個呈樹枝狀分歧的水系中（一個主流到八個支流），魚卵和稚魚的生長環境較適合朝向上游的支流發展。不過，成魚的生長環境卻是較適宜朝向河川下游的主流。模型分析的結果顯示，當逐漸失去每條支流時，整個水系的族群增加率 ( $\lambda$ ) 確實逐漸減少。我們不能因爲支流很小就漠視之，要知道原本的主流和支流是維持河川生態平衡之因子。

一如前所述，在水壩上游的地區因族群小型化而產生遺傳上的劣質化。令人驚訝的是，科學家利用電腦模擬確認，蓄積在水壩上游地區之有害遺傳基因，可能會擴展到水壩下游區域。因條件的不同，在水壩上下游地區會以類似的速度同步進行遺傳的劣質化。這是在水壩上游地區被固定了的有害遺傳基因，隨著水流也會在下游地區被固定的一種機制。或許因爲相同的機制，適應了水壩上游地區環境的遺傳基因也會擴展到下游地區。如此一來可以假設，在水壩上游地區失去了洄游本能的遺傳基因，也會擴散到和海有連接相通的河川族群。

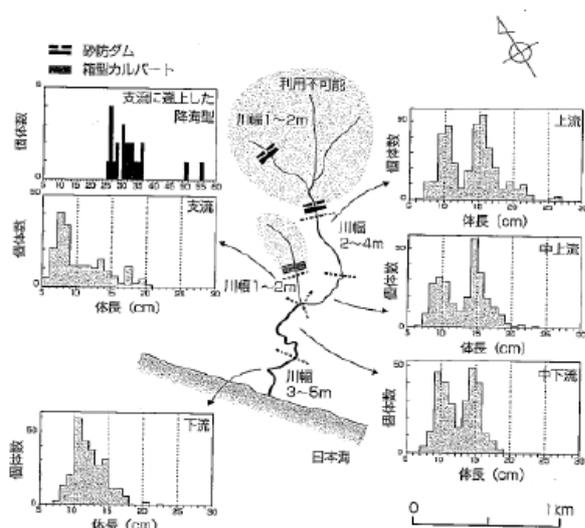


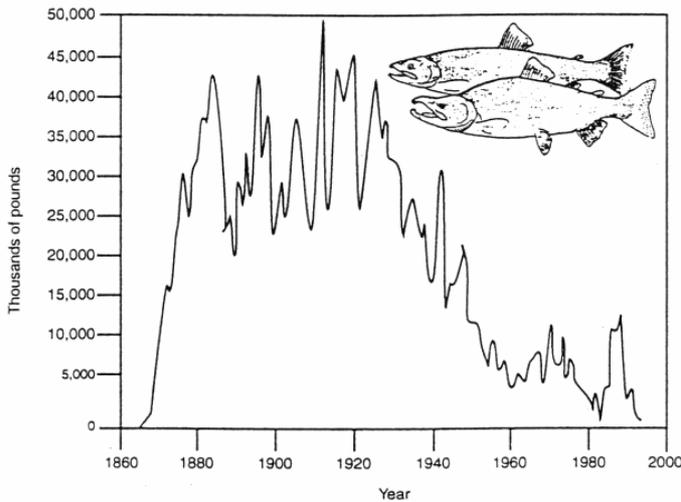
図9. 北海道南部のある小河川における区間ごとのイワナ(アメマス)の体長組成(データは Marita, 2001 に基づく)  
灰色で囲った場所は、河川工作物により海と分離された川で、降海型には利用不可能な生息場所となっている。この川には四つの小支流が存在するが、海とつながっている支流は1か所だけであり、そこには10cm以下の稚魚が多く生息する。

圖 12、在北海道南部某條小河每個區間之雨鱒的體長結構。用灰色圈起來的圓形地區是因河川結構物而與海切割分離的河川，是降海型鮭魚不可能利用的生息場所。這條小河有四條小支流，不過與海相連的小支流只有 1 條，在那裡棲息了許多體長 10 公分以下的稚魚。

## 4.2 族群小型化的風險和宿命—兼論台灣鮭魚的保育

綜合越來越多世界各地科學家的研究報告，發現河川橫斷結構物（防砂壩、固床工、堰堤和水庫等，尤其以水庫和防砂壩最嚴重）會切割河川、阻斷河川與海洋的連續性，河海洄游性水生生物往往在河川橫斷結構物以上的河川上游消失了身影，而導致物種多樣性的減少，甚至消失（圖 1）。

FIGURE 25.3. Commercial catches of salmon and steelhead trout in the Columbia River over the past century. Soon after commercial exploitation began, catches rose to sustained levels of 20,000 tons annually. After dam construction, catches declined regularly and have been as low as 550 tons.



From Abramovitz 1996; used with permission.

圖 1、過去 140 年（1860~2000 年）哥倫比亞河鮭魚和虹鱒的商業撈捕量。河川橫斷結構物（防砂壩、固床工、堰堤和水庫等）一完工，鮭鱒魚撈捕量持續下降，由 2 萬公噸下跌至 550 公噸。縱座標：千磅。橫座標：年。

即使不降海、在河川中大範圍移動的河川迴游性魚類(potamodromous fish)，在被河川橫斷結構物切割隔離的狹小區間也很難生存。興建河川橫斷結構物切割河川除了會導致物種數目減少，依據最近的研究也證實會增加不能洄游到海洋的魚類滅絕的風險。因為即使是不洄游到大海的魚類，也多半以某種程度和其他的族群交流，建立關連族群（metapopulation）的關係（圖 2）。興建河川橫斷結構物會使各族群的棲息地變得狹窄、小型化，更加完全孤立各族群。這種孤立化使得族群的體型變小，也造成組成族群的個體數目變少。

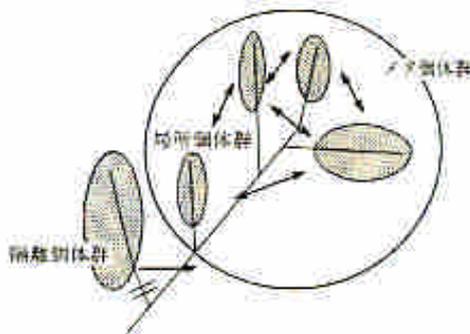


圖 2.4.3 河川型サケ科魚類の局所個体群とメタ個体群の関係

局所個体群間には本流を通じて移出入によるいくらかの交流があり、川全体としてメタ個体群を形成する。砂防ダムがつけられるとその上流部の個体群は隔離される。矢印は個体群間の交流の方向を示す。

頭表示地域族群彼此間交流方向。個體群＝族群；局所＝地域。

圖 2、河川中鮭科魚類地域族群 (local population) 和關連族群 (metapopulation) 的關係。河川中由若干個鮭魚的地域族群組成，彼此間透過主流河川移入遷出互相進行基因交流，形成關連族群的關係(圓圈)。一旦興建防砂壩 (//)，防砂壩上方河川的地域族群就被隔離(左下方隔離個體群)，地域族群彼此被零碎孤立化。箭頭表示地域族群彼此間交流方向。

本文即以具體的數據訴述說興建河川橫斷結構物對日本北海道河川中的原生在地物種—雨鱒 (*Salvelinus leucomaenis*) 所造成的影響（圖 3）。

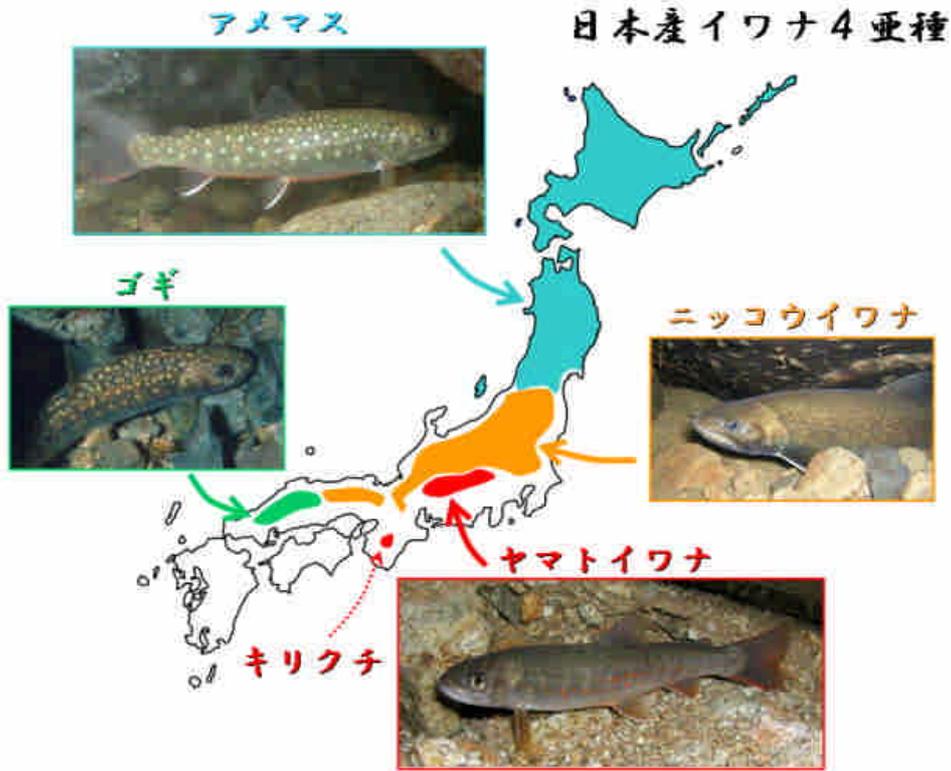


圖 3. 上圖：日本主要有四個亞種(アメマス・ニッコウイワナ・ヤマトイワナ・ゴギ)可以體表之斑點的顏色區分之。斑點的顏色和大小相當多樣，越往日本列島南部斑點和外部體色都越紅，其生態上的意義不明。下圖：北海道南部雨鱒（IWANA）之生活史。

アメマス *Salvelinus leucomaenis* ;



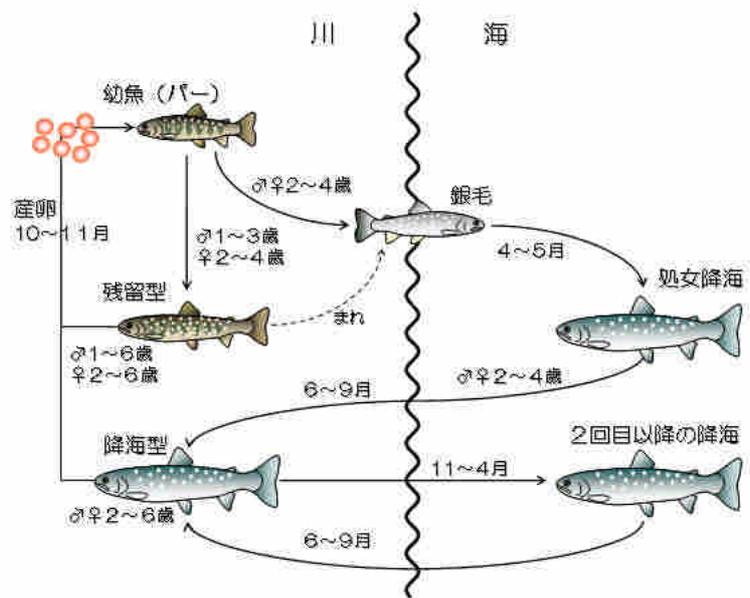
ニッコウイワナ *Salvelinus pluvius* ;



ヤマトイワナ *Salvelinus japonicus* ;



ゴギ *Salvelinus imbricus* 。



日本知利根川上游的野生雨鱒之棲息地，因興建防砂壩導致河川被切割，平均棲息區間為 430 公尺，80% 以上的棲息區間都在 500 公尺以下。棲息在溪流 500 公尺區間的個體數目僅有 100~500 尾左右而已。這種族群的小型化將提高此族群滅絕的風險，變成今日保育生物學主要的研究課題。族群的小型化，會造成滅絕風險提高的原因，大致可分成個體數變動的機率性（量變），與遺傳的逢機性（genetic stochasticity）造成基因劣質化（質變）兩種原因。

【個體數變動的機率性】在小族群中，偶然的結果常常會左右了族群的命運。這種偶然效果大致可分為環境的機率性（environmental stochasticity；或稱環境逢機性）和人口學的機率性（demographic stochasticity；或稱群口逢機性）兩種。環境的機率性是指在天候等各種環境條件不規則的變化下，例如大洪水、長期乾旱、火山爆發、颶風、寒冬、火災、流行疾病、瘟疫等災難驟發時，大族群比較沒有全滅的危機，然而小族群卻有突然滅絕的可能。人口學的機率性則是指即使在完全沒有環境驟變的機率性之情況下，個體數目也會因為族群的性別比例、產卵數、產卵場、孵化率、存活率等因素而產生變化，甚至滅絕。例如，分組來抽 1/2 機率的籤。當 50 人一組時，全體沒有抽中的機率是  $(1/2)^{50}$  幾近於 0。不過，當 5 人一組來抽籤時，全體沒有抽中的機率是  $(1/2)^5$  約為 3%。雖然對大小兩族群來說機率都相同，但族群數目越少時、亦即是小族群時，就有可能因偶然（依據人口學的機率性）的原因而全體滅絕。人口學的機率性的性質迥異於環境的機率性，它會促使小族群的個體數目大變動，而大族群的個體數目幾乎聞風不動。

【遺傳的逢機性（genetic stochasticity）造成基因劣質化】在小族群中容易發生近親交配的情形，遺傳基因因而均質化，以往因為異質而隱藏的劣質性有害遺傳基因容易顯現，這個現象稱為近交弱勢（inbreeding depression）。此外，小族群也遵循與人口學的機率性相同的機制，因為偶然的效應而降低、甚至喪失遺傳的多樣性且遺傳方向波動不定，這個現象稱為遺傳漂變（genetic drift）。再則，如因一時個體數目的銳減，而造成有效族群數目（effective population size）的下降，遺傳多樣性的下滑，即使往後恢復族群原有的個體數目，族群還是不能恢復原來的遺傳多樣性水準，這個現象稱為瓶頸效應（bottleneck effect）。

因此物種一度失去的遺傳多樣性想要藉著突變來恢復多樣性的話，需要很長的時間。一般而言，因為遺傳的多樣性與物種各種適應度性狀（成長率、存活率、產卵數等）成正比，遺傳多樣性的減少會提高物種滅絕的風險。此外，遺傳的多樣性減少時，物種對將來的環境變化也會減少適應力。再則，前述的遺傳漂變、亦即小族群因偶然的效應會導致某些基因從族群消失，同時也會固定或增加新的、有害的突變基因的概率。

小族群因個體數目變動過大而有滅絕的風險。利用電腦模擬（computer simulation）輸入族群每年的活存率或繁殖率之生活史參數後，我們可以大膽預測族群的未來命運，這樣的分析稱為族群續存可能性分析（population viability analysis，簡稱 PVA；或稱族群生存力分析）。PVA 適用於許多陸生生物（美洲豹、蘇門答臘虎），也適用於因興建水壩導致棲息地被切割的魚類（例如鱒魚、中華鱒、江豚）。日本科學家即針對棲息地被防砂壩切割的雨鱒進行族群續存可能性分析。圖 4 上是成魚的環境承載量是 100 尾左右時，利用電腦模擬預測 100 年後的族群數目。在完全相同的條件下，100 年後的結果有很大的不同，有時第 1 年和第 100 年的個體數幾乎相同，有時不到 60 年族群就滅絕了。另外以不同的環境承載量（50 尾到 500 尾）進行 1,000 次虛擬，預估 30 年和 100 年後族群的滅絕機率（圖 4 下）。結果發現為了使 100 年後族群的滅絕機率保持在 5% 以下（活存機率 > 95%），估計最小的族群數目為 250 尾，也就是需要創造 250 尾以上成魚能居住的環境（圖 4 下）。

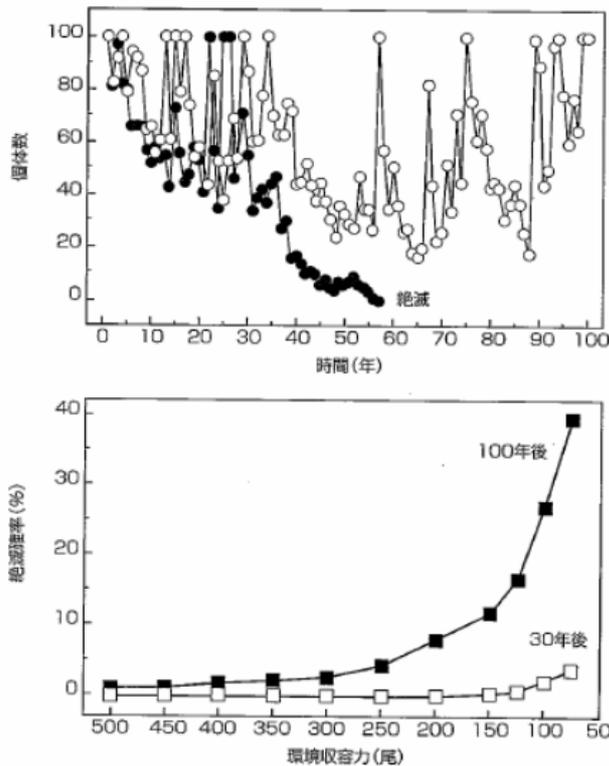


圖1. 砂防ダムによって生息地が分断されたイワナ個体群のコンピュータシミュレーションに基づく個体群存続可能性分析(Morita & Yokota, 2002を改変)  
 上図は、環境収容力を100尾に設定して100年間のシミュレーションを行ったときの二つの例を示す。下図は、それぞれの環境収容力で1,000回のシミュレーションを行い、30年後と100年後の絶滅確率を求めたもの。

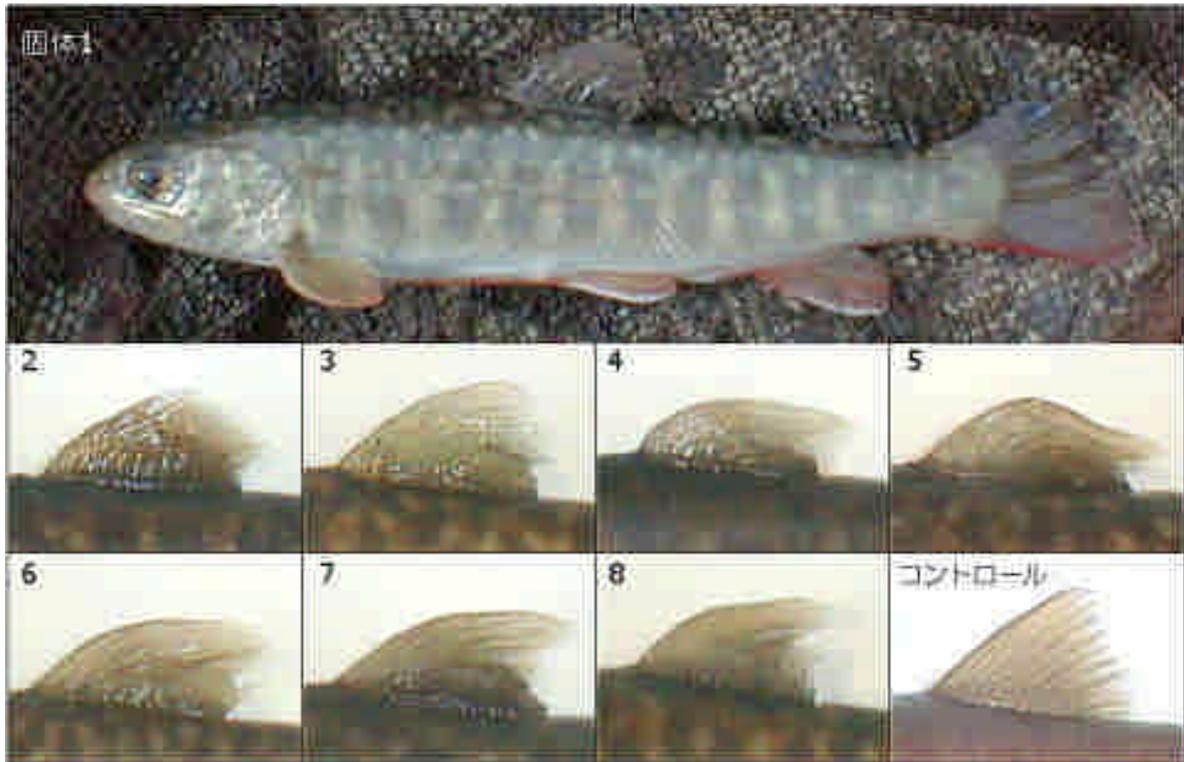
圖 4、針對因興建防砂壩導致棲息地被分割的兩鱒之族群，利用電腦模擬（computer simulation）作族群存續可能性分析（PVA）。上圖將環境承載量設定為100尾，進行到100年之間族群數目的電腦模擬。此圖顯示模擬結果的兩個例子（●滅絕；○存續）。下圖是以各種環境承載量（魚數）進行1000次的電腦模擬，推算30年後（□）和100年後（■）族群的滅絕機率。

此計算出來的個體數數目稱為最小族群存活數目（minimal viable population，簡稱 MVP；或稱最小可存活族群大小，維持物種或族群長期生存的最小數目），一般用來作為製訂各種稀有和瀕危生物的保護管理政策之依據。在估算兩鱒的族群存續可能性分析中，發現被切割零碎化的小族群在30~100年後才容易顯露滅絕的情形（圖 4 下）。現在日本的防砂壩幾乎都是在1970年以後興建的。所以日本科學家預測被分割零碎化的族群之滅絕，會

從21世紀的現在開始浮出檯面。在分析美國西部生活的割喉鉤吻鱒（cutthroat salmon, *Oncorhynchus clarki*）之族群存續可能性分析中，也顯示此物種的滅絕在被切割零碎化的40年後開始產生。這種小族群物種因被切割、棲地零碎化造成物種的滅絕並沒有立刻顯現，可以說是一種特徵。

被水壩切割的族群也會因族群小型化而使遺傳劣化。事實上已有報告報導，利用粒線體 DNA（mt DNA）或同工異構酶分析世界各地各式各樣的魚種，發現被水壩切割的族群喪失了遺傳的多樣性、或在遺傳上呈兩極化的情形。在北海道的兩鱒身上，也由微衛星 DNA（microsatellite DNA）的分析而確認同樣的遺傳變化。顯然棲息地的大小與水壩興建的年代、亦即與族群的隔離時間有關。再者，被隔離在瀑布上游的族群之遺傳的多樣性低於下游的族群，經由分析研究歐洲的大西洋鱒魚和棕鱒同工異構酶，科學家很久以前就已經知道這種遺傳分化的現象。觀察棲息於日本長野縣的千曲川源流的兩鱒之繁殖行動，在被防砂壩分割的小區間，只有大型的雄魚能獨佔雌魚、顯示一夫多妻的傾向。這種偏向雄魚的繁殖成功趨勢更加深刻化遺傳同質的問題。一般而言，由於喪失遺傳的多樣性，族群的活存率和繁殖率有降低的傾向，可以想見族群滅絕的風險升高了。

目前並沒有發現由於被防砂壩分割導致遺傳多樣性下降的兩鱒，其成長率和生存率發生變低的結果。不過，有幾個證據暗示已發生遺傳劣化的現象。日本科學家發現被隔離在日本島根縣防砂壩上游、非常狹小的棲息地中，所有兩鱒的脊鰭都變得很畸形（照片 1）。



照片 1、在日本島根縣的周布川水系有防砂壩的上游採捕到的雨鱒（1~8）。只有在這裡的沼澤採捕到的雨鱒，所有的背鰭都畸形。控制組（control；コントロール）是北海道石狩川水系豐平川的雨鱒。

雖然不能斷言是因為遺傳的劣化而造成畸形，但不可諱言其可能性很高。最近，以遺傳的劣化為指標，發展出非對稱變異（*fluctuating asymmetry*）的說法。據說本來是左右對稱的性狀因微妙的偏離，許多生物產生非對稱變異，其變異程度與生物的適應度有關。因此日本科學家調查了雨鱒的非對稱變異，發現被水壩分割的族群之非對稱變異有變大的傾向，而且棲息地越狹小的族群此趨勢和傾向更為強烈（圖 5）。總之，被關在防砂壩上游狹小的地方，胸鰭和腹鰭左右不對稱的雨鱒數量會增加。這種情形暗示被水壩隔絕分割的小族群，可能會發生某些遺傳的劣質化。

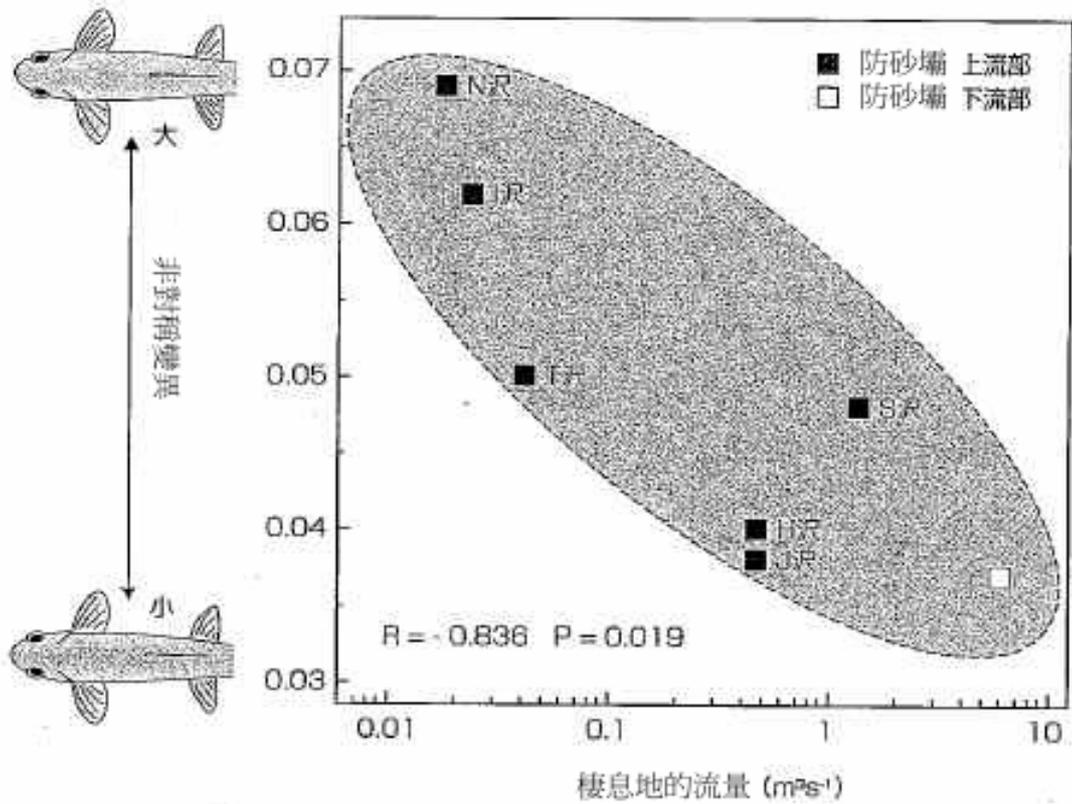


圖 5、棲息於日本北海道南部見市川水系的雨鱒之非對稱變異與連接的棲息地之最下游部水流流量的關係。橫座標：棲息地的流量 ( $\text{m}^3\text{S}^{-1}$ )。縱座標：非對稱變異。依照 Sarre (1996) 的方法統計左右兩側可數的五個性狀 (胸鰭鰭條數、腹鰭鰭條數、下顎的小孔數、上枝鰓耙數、下枝鰓耙數) 之形質，計算其非對稱變異值。非對稱變異值很大時，意味著這些計數形質有很大的不同，即性狀左右不對稱。

小族群容易滅絕的原因早在預料之中。不過，現實中的族群顯示小族群集體滅絕過程的研究例子並不多。日本科學家調查在北海道 52 個防砂壩上游的雨鱒滅絕狀況，顯示棲息場所越狹小、興建防砂壩後的隔離時間越長，雨鱒滅絕的機率就越高 (圖 6)。

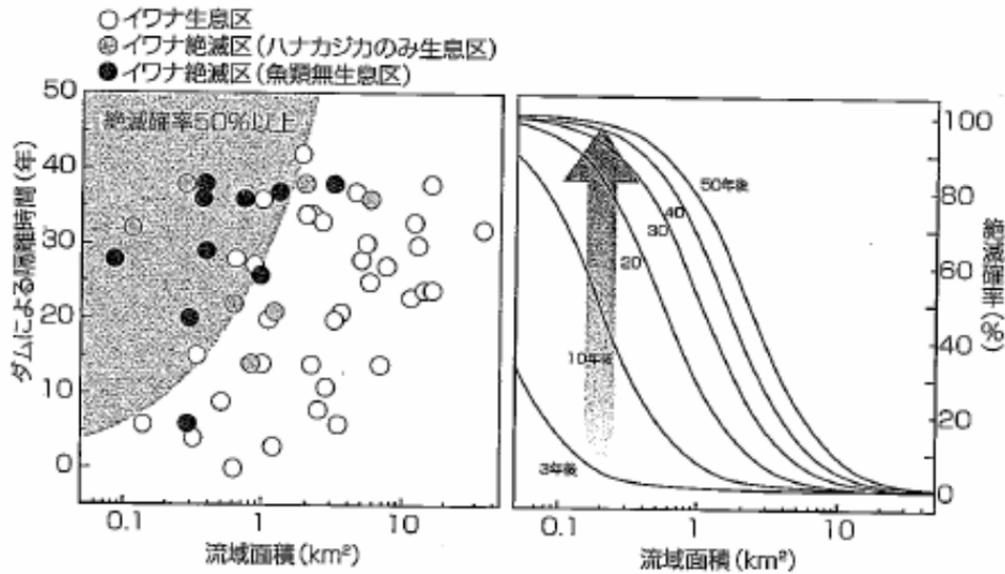


圖3. 砂防ダム上流に孤立したイワナ個体群の絶滅の現状(Morita & Yamamoto, 2002を改変)  
 左図は、52基の砂防ダム上流におけるイワナの絶滅状況と、生息地の流域面積およびダムによる隔離時間の関係を示す。灰色部分は絶滅確率が50%以上の領域。右図は、左図の野外データをロジスティック回帰モデルに当てはめ、流域面積と絶滅確率の関係をダムによる隔離時間ごとに示したものの。

圖6、被孤立在防砂壩上游的雨鱒族群滅絕的現狀。左圖表示在52座防砂壩上游的雨鱒之滅絕狀況、及棲息地的流域面積（橫座標）與被水壩隔離的時間（左縱座標）之關係。灰色部分是滅絕機率（右縱座標）為50%以上的區域。右圖是根據左圖的野外調查數據繪出之回歸模式，以被水壩隔離的每個時間點（年）來顯示流域面積和族群滅絕機率的關係。雨鱒生存區（○）；雨鱒滅絕區（●；無魚類生存）；雨鱒滅絕區（●；但只有 *Cottus* 棲息其間）。

被切割的族群，不但族群個體體型變小，個體數目也驟減，同時將因個體數變動的逢機性與遺傳的劣質化而加速族群的滅絕。這種由造成小族群滅絕的數個逢機因子的互動、加成、綜合的惡性循環，被比喻成族群被捲進漩渦（vortex）中而加速滅絕的狀況，稱為漩渦效應（圖7）。不過，尚不知造成小族群滅絕的主要原因，究竟是個體數變動的機率性、還是遺傳的劣質化，或是漩渦效應。

野生生物族群時時刻刻面臨確定性（生存環境喪失、過度獵捕開放、環境污染、外來種入侵）和族群小型化逢機因素（環境、人口、遺傳機率）的威脅，生死存亡一線間。瀕危物種尤其深受族群小型化後，逢機因素造成的遺傳多樣性喪失和有害基因突變累積之害。族群續存可能性分析（PVA）是對面臨滅絕威脅或瀕危族群或物種的綜合效應分析，並評估在一定時間內恢復復育牠們的可能管理策略。以族群續存可能性分析可以評估和預測族群的滅絕原因，提供決策者尋找有效管理策略以解救瀕危物種；然而諷刺的是在台灣進行族群續存可能性分析的最主要障礙是缺乏瀕危物種的生物學和生態學的基礎資料。

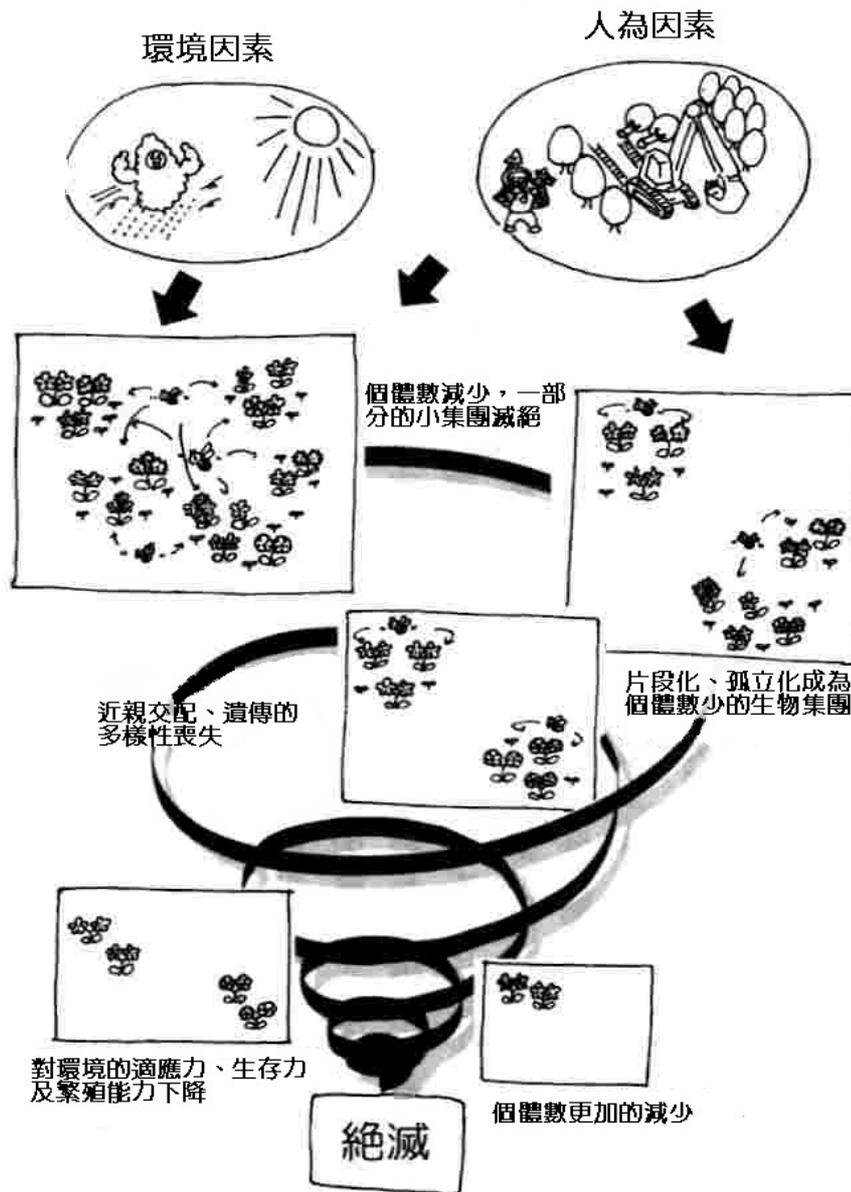


圖 7、複數因子（族群小型化、近交、隔離、適應力下降）互動、加成的惡性循環造成小族群的滅絕（滅絕漩渦效應）。小族群被比喻成被捲入漩渦（vortex）中，惡性循環而快速滅亡。逢機因子在滅絕漩渦效應的反覆循環中，發揮舉足輕重的作用。

### 4.3 結語—如何保育河川的水生生物尤其是台灣鮭魚

防砂壩即使完全沒有改變生態環境條件，單只限制魚類的移動也會對生態造成深遠的影響。不管森林資源如何豐富，即使妥善保護殘存的原生自然環境，只要其流域有一座魚類無法溯上的小水壩、亦即魚類到海洋的生物廊道是否暢通，將大大地左右魚類的命運。事實上，科學家作田野調查時發現許多外觀上有豐富的森林包圍的河川，乍見之下看似狀態極佳的溪流，卻不見原本應該棲息在那裡的魚類蹤影。再則，河川被切割最可怕的影響就是所謂遺傳的劣化和族群滅絕的後果，不是緊接在水壩興建完工之後，而是在數十年後才浮出檯面。

鮭鱒魚類有特別強烈之地域固有性，生活在相同的河川，卻有所謂河川殘留型及降海型兩種生活史的變異。歐洲的棕鱒甚至還曾被分類成 50 種物種。美國瀕危物種的保護法（Endangered Species Act），對地域族群也準用物種原則，在法律上以演化顯著性單位（Evolutionarily Significant Unit：簡稱 ESU）之族群作為最小保育單位，立法保護，執行保育政策。當生物物種的存在發生異狀時，如果我們感同身受，將之視為對人類來說也是逐漸失去住得舒適的環境指標時，那麼所謂為了保護環境而保護自然，則不僅是保育物種，也應該保護牠們的生活。思考如何保育鮭鱒魚類時，應該要考慮鮭魚的地域固有性及生活史的多樣性。因為悠久歷史造成地域固有的生態系是不可逆，無可替代的。

台灣現在大部分的防砂壩也幾乎都是在 1970 年以後興建的，所以日本科學家發現被分割零碎化的族群將會從 21 世紀的現在開始滅絕的現象終將也會在台灣浮現。但台灣不同於日本的是，台灣欠缺嚴謹調查的態度，主管單位甚至嚴格限制調查瀕危物種的生物學和生態學的基礎資料（例如：野生台灣鮭魚族群有科學性調查的現存族群數量、雌雄性別比例、年齡組成、產卵次數、存活率、食性、胃含物、其與競爭者和捕食者間之關係等族群動態、洄游通路、避難所、河川承載量等等）。族群續存可能性分析的準確性依賴可靠詳實的數據，方籍以估算台灣鮭魚的最小可存活族群數目（MPV）和台灣鮭魚的最小生存面積，決定台灣鮭魚保護區所須的範圍，規劃出合理周延的保育策略。解放國內保育管理單位消極不准碰野生台灣鮭魚，不准使用美日科學家野外田野調查必備的電魚器（electric fish shocker）進行上述科學研究，獲取科學性嚴謹的調查數據，落伍封閉保守的思想，此其時矣！

## 第五章、建議事項

11. 調查現存於高山溪及桃山西溪(第4、第5和第6號防砂壩間及6號防砂壩上游)台灣鮭魚的遺傳結構，完成整個七家灣溪主流和各支流中台灣鮭魚遺傳結構的圖像，為將來環境監測、保育單位擬定管理政策和執行生物保育評估的基礎數據。
12. 妥善保護七號壩以上上游台灣鮭魚族群。這群台灣鮭魚族群彌足珍貴，其遺傳變異佔所有調查台灣鮭魚族群遺傳變異的99%，可能是增加遺傳變異，復育台灣鮭魚，延緩台灣鮭魚滅絕時間最後的希望。
13. 可以考慮將七號壩以上上游台灣鮭魚族群基因傳遞至下游族群，增加下游台灣鮭魚族群的遺傳多樣性和變異。
14. 大量放流由有限種魚數目交配孵化養殖的同質魚苗，明顯影響台灣鮭魚族群的遺傳結構，扼殺遺傳變異，加速台灣鮭魚基因的同質化。因此人工繁殖使用的種魚應先做分子標記分析，知曉其遺傳背景，再擇遺傳異質性較高的個體配對，繁衍子代放流。
15. 應持續透過精液凍結保存台灣鮭魚稍縱即逝的種質資源。
16. 改善台灣鮭魚在七家灣棲息環境之品質、擴大其棲地面積、增加異質棲地數量、和減少台灣鮭魚的移動障礙，盡量維持各個關連族群間的交流，減少獨特的對偶基因之丟失是就地保育、分散風險，降低物種滅絕機率，保護殘存的台灣鮭魚之當務之急。
17. 將保存於台灣各處（雪霸國家公園、台灣水試所、中研院、台灣博物館）甚至日本的台灣鮭魚之歷史樣本，進行X光檢查，收集更多計數形質的數據。
18. 開發從保存於福馬林的台灣鮭魚抽取DNA的技巧，以此不破壞樣本的方法進行和上述計數形質比較相互輝映之研究，進一步比較在這段歷史過程，是否有演化或遺傳飄變之產生。
19. 和中國、韓國及俄國交換櫻鮭家族亞種鮭魚樣本，解開台灣鮭魚起源之謎。
20. 加強與日本、美國、加拿大、中國等國家的國際合作。舉辦國際研討會，研究人員互訪、研習、交流，他山之石可以攻錯。

## 第六章、主要參考文獻

- 王昱仁(1997)，台灣鉤吻鮭與日本鉤吻鮭遺傳多樣性之研究，碩士論文，國立清華大學，新竹、台灣，國立清華大學。
- 林曜松、楊平世、梁世雄、曹先紹、莊鈴川(1987)，櫻花鉤吻鮭生態之研究(一) 魚群分布與環境因子關係之初步研究，台北、台灣：行政院農業委員會。
- 林曜松、曹先紹、張崑雄、楊平世(1988)，櫻花鉤吻鮭生態之研究(二) 族群分布與環境因子關係之研究，台北、台灣：行政院農業委員會。
- 林曜松、張崑雄(1990)，臺灣七家灣溪櫻花鉤吻鮭族群生態與保育，台北、台灣：行政院農業委員會。
- 郭金泉(2000a)，台灣陸封型鮭魚 (*Oncorhynchus masou formosanus*) 真骨魚類、鮭目、鮭科精子親緣與凍結保存之應用：資源保育之芻議。櫻花鉤吻鮭保育研究研討會論文集。頁 47-77。南投、台灣：農委會特有生物中心。
- 吳炯農、郭金泉(2000)，有效繁育群體大小與遺傳飄變，養魚世界，2000 (8)，頁 22-25。
- 郭金泉、蔡俊興(2005)，開發台灣櫻花鉤吻鮭分子標記及原始生殖細胞移植之技術，苗栗、台灣：內政部營建署雪霸國家公園管理處。
- 郭金泉、徐德華(2006)，開發台灣鮭魚的分子標記，苗栗、台灣：內政部營建署雪霸國家公園管理處。
- 郭金泉、沈曼雯(2006)，河川橫斷物造成族群小型化的風險，台灣水產，642，頁46-58。
- 周以正(2006)，台灣鮭與太平洋鮭屬魚種間之粒線體 DNA、生長荷爾蒙基因的分子演化研究，苗栗、台灣：內政部營建署雪霸國家公園管理處。
- 周以正、鍾郁涵、張學偉、蔡奇立、郭金泉(2006)，論台灣鮭魚身世之謎和正名。自然保育季刊，56，頁 51-58。
- 曾晴賢(2005)，武陵地區長期生態監測暨生態模式建立：櫻花鉤吻鮭族群監測與動態分析，苗栗、台灣：內政部營建署雪霸國家公園管理處。
- 鄧火土(1959)，台灣高地產陸封鮭魚的形態與生態，基隆、台灣：臺灣省水產試驗所。
- Albertson, R.C., Markert, J.A., Danley, P.D., Kocher, T.D.(1999), Phylogeny of a rapidly evolving clade: The cichlid fishes of Lake Malawi, East Africa, Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 96(9), pp 5107-5110.
- Bensch, S., Akesson, M.(2005), Ten years of AFLP in ecology and evolution: why so few animals?, Molecular Ecology, 14, pp 2899-2914.
- Buntjer J.B., Otsen M., Nijman I.J., Kuiper M.T.R., Lenstra J.A.(2002) Phylogeny of bovine species based on AFLP fingerprinting, Heredity, 88, pp 46-51.
- Ezaz, M.T., Harvey, S.C., Boonphakdee, C., Teale, A.J., McAndrew, B.J., Penman, D.J. (2004), Isolation and Physical Mapping of Sex-Linked AFLP Markers in Nile Tilapia (*Oreochromis niloticus* L.), Marine Biotechnology, 6, pp 435-445.
- Falush D, Stephens M, Pritchard JK (2007) Inference of population structure using multilocus genotype data: dominant markers and null alleles. Molecular Ecology Notes 7, 574-578.
- Felipa, A., Young, W.P., Wheeler, P.A., Thorgaard, G.H.(2005), An AFLP-based approach for the identification of sex-linked markers in rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*), Aquaculture, 247, pp 35-43.
- Felsenstein, J.(1989), PHYLIP - Phylogeny Inference Package (Version 3.2). Cladistics, 5, pp 164-166.

- Frankham, R., Ralls, K.(1998), Conservation biology: inbreeding leads to extinction, *Nature* , 392, pp 441-442.
- Frankham, R., Ballou, J.D., Briscoe, D.A.(2002), *Introduction to Conservation Genetics*, Cambridge, UK : Cambridge University Press.
- Giannasi N., Thorpe, R.S., Malhotra A.(2001), The use of amplified fragment length polymorphism in determining species trees at fine taxonomic levels: analysis of a medically important snake, *Trimeresurus albolabris*, *Molecular Ecology*, 10, pp 419-426.
- Griffiths, R., Orr, K.(1999), The use of amplified fragment length polymorphism (AFLP) in the isolation of sex-specific markers, *Molecular Ecology*, 8, pp 671-674.
- 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 & Pathology*, 28, pp 33-40.
- Gwo, J.-C., Ohia, H., Okuzawa, K., Wu, H.-C.(1999), Cryopreservation of sperm from the endangered Formosan landlocked salmon (*Oncorhynchus masou formosanus*). *Theriogenology*, 51, pp 569-582.
- Hapl, V., Pavlicek, A., Flegr, J.(2001), Construction and bootstrap analysis of DNA fingerprinting-based phylogenetic trees with the freeware program FreeTree: application to trichomonad parasites, *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology*, 51, pp 731-735.
- Healey, M., Kline, P. and Tsai, C.-F.(2001), Saving the endangered Formosa landlocked salmon, *Fisheries*, 26, pp 6-14.
- Hosoya, K., Chang, K.H., and Numachi, K.I.(1992), Character examination of the basibranchial teeth of the Formosan salmon, *Bulletin of the Institute of Zoology Academia Sinica*, 31, pp 213-220.
- Kassam, D., Seki, S., Rusuwa, B., Ambali, A.J.D., Yamaoka, K.(2005), Genetic diversity within the genus *Cynotilapia* and its phylogenetic position among Lake Malawi's mbuna cichlids, *African Journal of Biotechnology*, 4(10), pp 1195-1202.
- Kumar, S., Tamura, K. and Nei, M.(2004), MEGA3: Integrated software for molecular evolutionary genetics analysis and sequence alignment, *Briefings in Bioinformatics*, 5, pp 150-163.
- Liu, Z.J. and Cordes, J.F.(2004), DNA marker technologies and their applications in aquaculture genetics, *Aquaculture*, 238, pp 1-37.
- Moore, W.S.(1995), Inferring Phylogenies from Mtdna Variation — Mitochondrial-Gene Trees Versus Nuclear-Gene Trees, *Evolution* 49(4), pp 718-726.
- Ogden, R., and Thorpe, R.S.(2002), The usefulness of amplified fragment length polymorphism marjers for taxon discrimination across graduated fine evolutionary levels in Caribbean Anolis lizards, *Molecular Ecology*, 11, pp 437-445.
- Nei, M.(1973), Analysis of gene diversity in subdivided populations, *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 70, pp 3321-3323.
- Nei, M., Li, W.H.(1979), Mathematical model for studying genetic variation in terms of restriction endonucleases, *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 76, pp 5269-5273.
- Nei, M., and Kumar, S.(2000), *Molecular evolution and phylogenetics*, New York, USA : Oxford university press.
- Numachi, K.I., Kobayashi, K., Chang, K.H., Lin, Y.S.(1990), Genetic identification and differentiation of the Formosan landlocked salmon, *Oncorhynchus masou formosanus*, by restriction analysis of mitochondrial DNA, *Bulletin of the Institute of Zoology, Academia Sinica*, 29(3), pp 61-72.

- Page, R.D.M.(1996), TREEVIEW: An application to display phylogenetic trees on personal computers, *Computer Applications in the Biosciences*, 12, pp 357-358.
- Peakall R., Smouse P.E.(2006), GENALEX 6: genetic analysis in Excel. Population genetic software for teaching and research, *Molecular Ecology Notes*, 6, pp 288-295.
- Sullivan J.P., Lavoue S., Arnegard M.E., Hopkins C.D.(2004), AFLPs resolve phylogeny and reveal mitochondrial introgression within a species flock of African electric fish (Mormyroidea : Teleostei), *Evolution*, 58, pp 825-841.
- Tzeng, C.S., Lin, Y.S., Lin, S.M., Wang, T.Y. and Wang, F.Y.(2006), The phylogeography and population demographics of selected freshwater fishes in Taiwan, *Zoological Study*, 45, pp 285-297.
- Vos, P., Hogers, R., Bleeker, M., Reijans, M., Van de Lee, T., Hornes, M., Frijters, A., Pot, J., Peleman, J., Kuiper, M., Zabeau, M.(1995), AFLP: a new technique for DNA fingerprinting, *Nucleic Acids Research*, 23, pp 4407-4414.
- Wang Z.Y., Tsoi K.H., Chu K.H.(2004), Applications of AFLP technology in genetic and phylogenetic analysis of penaeid shrimp, *Biochemical Systematics and Ecology*, 32, pp 399-407.
- Watanabe, M., and Lin, Y.(1985), Revision of the salmonid fish in Taiwan. *Bulletin of the Biogeographical Society of Japan*, 40(10), pp 75-85.
- Watanabe, T., Yamasaki, K., Seki, S., Taniguchi, N.(2004), Detection of ayu sex-linked DNA markers using homologous clones, *Fisheries Science*, 70, pp 47-52.
- Yamamoto, S., Maekawa, K., Tamate, T., Koizumi, I., Hasegawa, K., Jubota, H. (2006). Genetic evaluation of translocation in artificially isolated population of white-spotted charr (*Salvelinus leucomaenis*). *Fisheries Research* 78:352-358.
- Yeh, F.C., Boyle, T.J.B.(1997), Population genetic analysis of co-dominant and dominant markers and quantitative traits, *Belgian Journal of Botany*, 129, pp 157.
- Young, W.P., Ostberg, C.O., Keim, P., Thorgaard, G.H.(2001), Genetic characterization of hybridization and introgression between anadromous rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss irideus*) and coastal cutthroat trout (*O. clarki clarki*), *Molecular Ecology*, 10, pp 921-930.
- Yue, G.H., Ong, D., Wong, C.C., Lim, L.C., Orban, L.(2003), A strain-specific and a sex-associated STS marker for Asian arowana (*Scleropages formosus*, *Osteoglossidae*), *Aquaculture Research*, 34, pp 951-957.

## 誌謝

感謝雪霸國家公園管理處的經費協助，廖林彥技士提供樣本，林處長、保育課課長、于技正，及保育課，武陵工作站全體同仁的鼓勵及支持。也感謝中國集美大學水產學院王志勇教授、中研院植物所陳榮芳副所長、助理李惠君小姐；植物所 208 核酸分析實驗室的方玫貞小姐、鄭明玲小姐在儀器和實驗上的協助，中國文化大學生物科技研究所林冠宏副教授、台灣師範大學黃士穎教授在數據分析及討論上的意見提供，中研院生物多樣性中心邵廣昭教授研究室提供 X 光設備和技術指導，在此一併感謝。

表 1. 台灣鮭魚的擴增片段及遺傳多樣性參數

採集時間	樣本數	擴增片段數	多樣性片段數 (%)	遺傳多樣性指數(He)	平均遺傳距離
2004	30	191	39 (20.42)	0.0450	0.0329
2005	28	177	34 (19.21)	0.0544	0.0233
2006	157	105	65	40	0.001
Total	58	196	58 (29.59)	0.0565	0.0312

表 2. 六種鮭魚的擴增片段

	石川鮭	櫻鮭	琵琶鮭	台灣鮭	虹鱒	樺太鮭
樣本數	10	5	3	19	6	5
個體擴增片段數	406~429	414~429	404~414	394~427	372~383	315~320
(平均)	417	421	409	403	375	317
多樣性片段	216	157	50	78	98	42
(百分比%)	41.3	31.0	11.5	17.1	23.1	12.4
共有片段	306	348	383	376	325	295
亞種特異片段	1	2	5	11	—	—
總擴增片段	522	505	433	454	423	337

表 3. 櫻鮭家族間亞種特異片段

石川鮭	台灣鮭
ACACAA-190	AAGCAA-217.5
櫻鮭	ACACAA-178.5
AAGCAA-281.5	ACGCAT-118.5
AACCAC-194	ACGCAT-348
琵琶鮭	ACGCAT-297
AAGCAA-260	ACGCAT-118
AAGCAA-248.5	ACGCAT-209
ACCCAA-206	ACCCAC-285
ACCCAT-280	ACCCAC-284
ACCCAT-203	ACCCAC-180
	ACACAC-117

註：ACACAA-190表示在引子對E-ACA/M-CAA擴增結果中，190bp位點的片段。

表 4. 六種鮭魚種內及種間的平均遺傳距離

	虹鱒	石川鮭	櫻鮭	琵琶鮭	台灣鮭	樺太鮭
虹鱒	0.0646					
石川鮭	0.6702	0.1026				
櫻鮭	0.6686	0.1602	0.0969			
琵琶鮭	0.6745	0.1735	0.1772	0.0416		
台灣鮭	0.6748	0.2127	0.1863	0.2209	0.0292	
樺太鮭	0.7148	0.6929	0.7124	0.7060	0.7100	0.0333

表 5. 台灣鮭魚背鰭鰭條數計數結果

樣本來源	範圍	平均	標準偏差	個體數	資料來源
野生	15-17	16.286	0.825	14	本研究
野生	13-16	14.811	0.811	37	Jan & Chang et.al(1991)
人工繁殖	13-16	14.000	0.925	8	Jan & Chang et.al(1991)
野生	12-15	13.903	0.473	31	Watanabe & Lin (1985)
野生	12-13	13.100	0.316	10	Nakamura & Yoshigi(1938)

表 6. 台灣鮭魚臀鰭鰭條數計數結果

樣本來源	範圍	平均	標準偏差	個體數	資料來源
野生	12-15	13.462	0.877	13	本研究
野生	11-15	13.054	0.941	37	Jan et al. (1991)
野生	11-14	12.125	0.834	8	Jan et al. (1991)
人工繁殖	11-14	12.688	0.481	32	Watanabe & Lin (1985)
野生	11-13	11.600	0.782	5	Behnke et al. (1962)
野生	12-13	12.700	0.483	10	Nakamura & Yoshigi(1938)

表 7. 台灣鮭魚脊椎骨數計數結果

樣本來源	範圍	平均	標準偏差	個體數	資料來源
野生	61-63	62.000	0.707	13	本研究
野生	60-63	61.950	0.597	40	Jan et al. (1991)
人工繁殖	60-63	62.044	0.311	8	Jan et al. (1991)
野生	60-63	61.750	0.568	32	Watanabe & Lin (1985)
野生	61-63	61.800	0.323	5	Behnke et al. (1962)

表 8. 櫻鮭家族背鰭鰭條數比較

樣本	背鰭鰭條數				範圍	平均	個體數	歷史文獻	
	15	16	17	18				範圍	平均
台灣鮭	3	4	7		15-17	16.29	14	12-15	13.83
石川鮭		9	1	2	16-18	16.42	12	14-17	15.37
櫻鮭		3			16	16	3	14-17	15.37

表 9. 櫻鮭家族臀鰭鰭條數比較

樣本來源	臀鰭鰭條數						範圍	平均	個體數	歷史文獻	
	12	13	14	15	16	17				範圍	平均
台灣鮭	2	4	6	1			12-15	13.46	13	11-14	12.61
石川鮭				2	8	2	15-17	16.00	12	13-16	14.47
櫻鮭		1		2			13-15	14.33	3	14-16	14.80

表 10. 櫻鮭家族脊椎骨數比較

樣本	脊椎骨數								範圍	平均	個體數	歷史文獻	
	61	62	63	64	65	66	67	68				範圍	平均
台灣鮭	3	7	3						61-63	62.0	13	60-63	61.56
石川鮭			2	3	3	4			63-66	64.75	12	60-63	64.45
櫻鮭						1	1	1	66-68	67.0	3	60-63	64.24

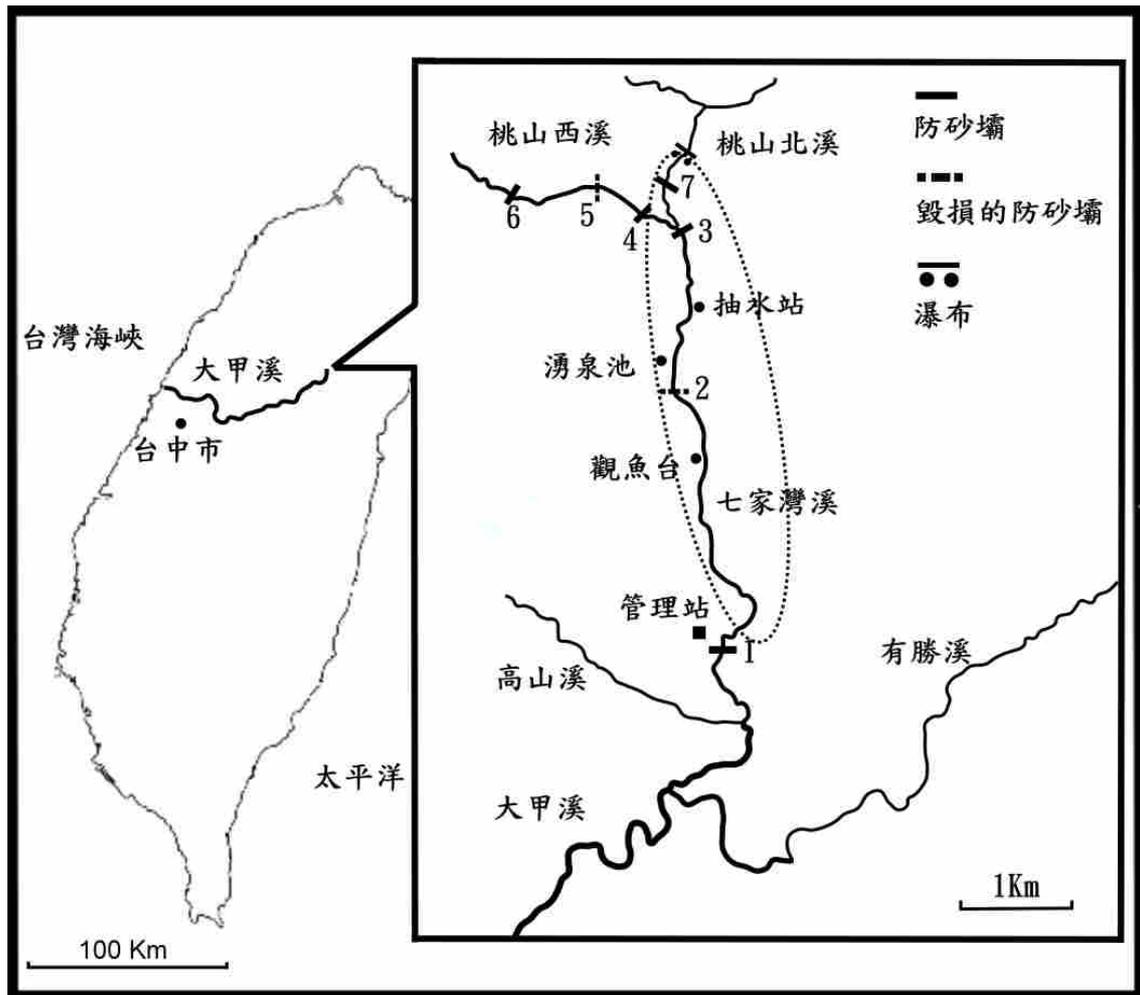


圖 1. 橢圓形虛線表示野生台灣鮭魚採集點。數字1代表1號防砂壩，其餘類推。

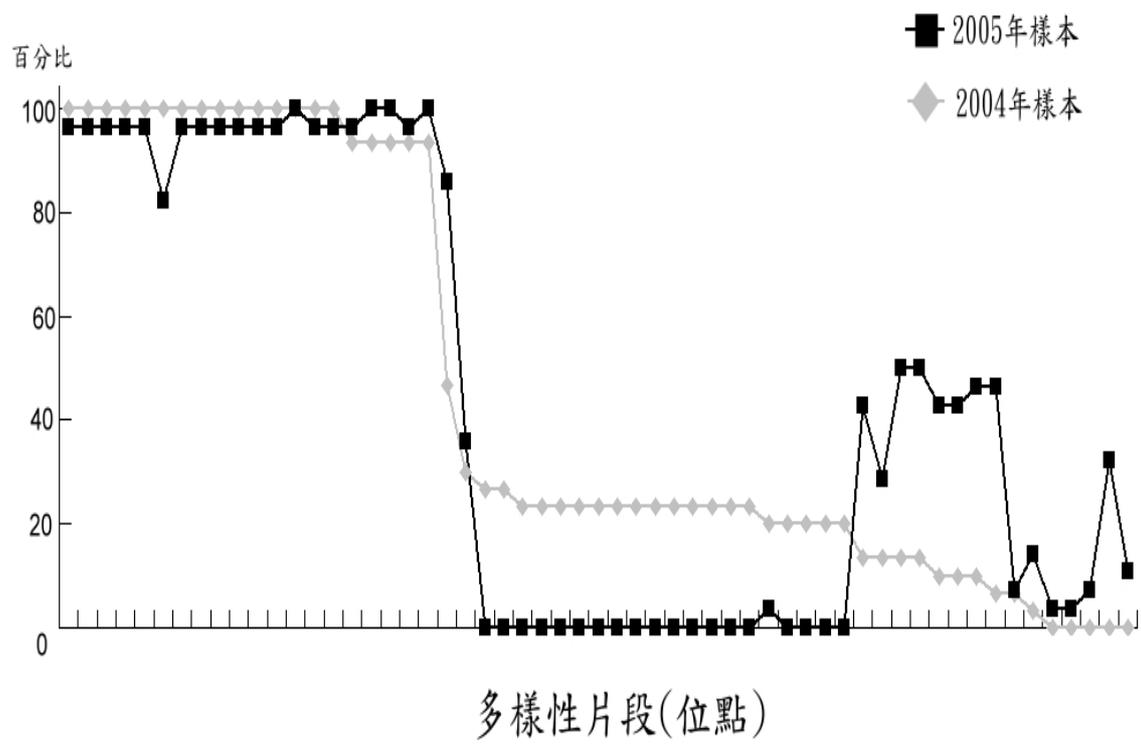


圖 2. 2004與2005年台灣鮭魚樣本多樣性片段位點的頻率分布。

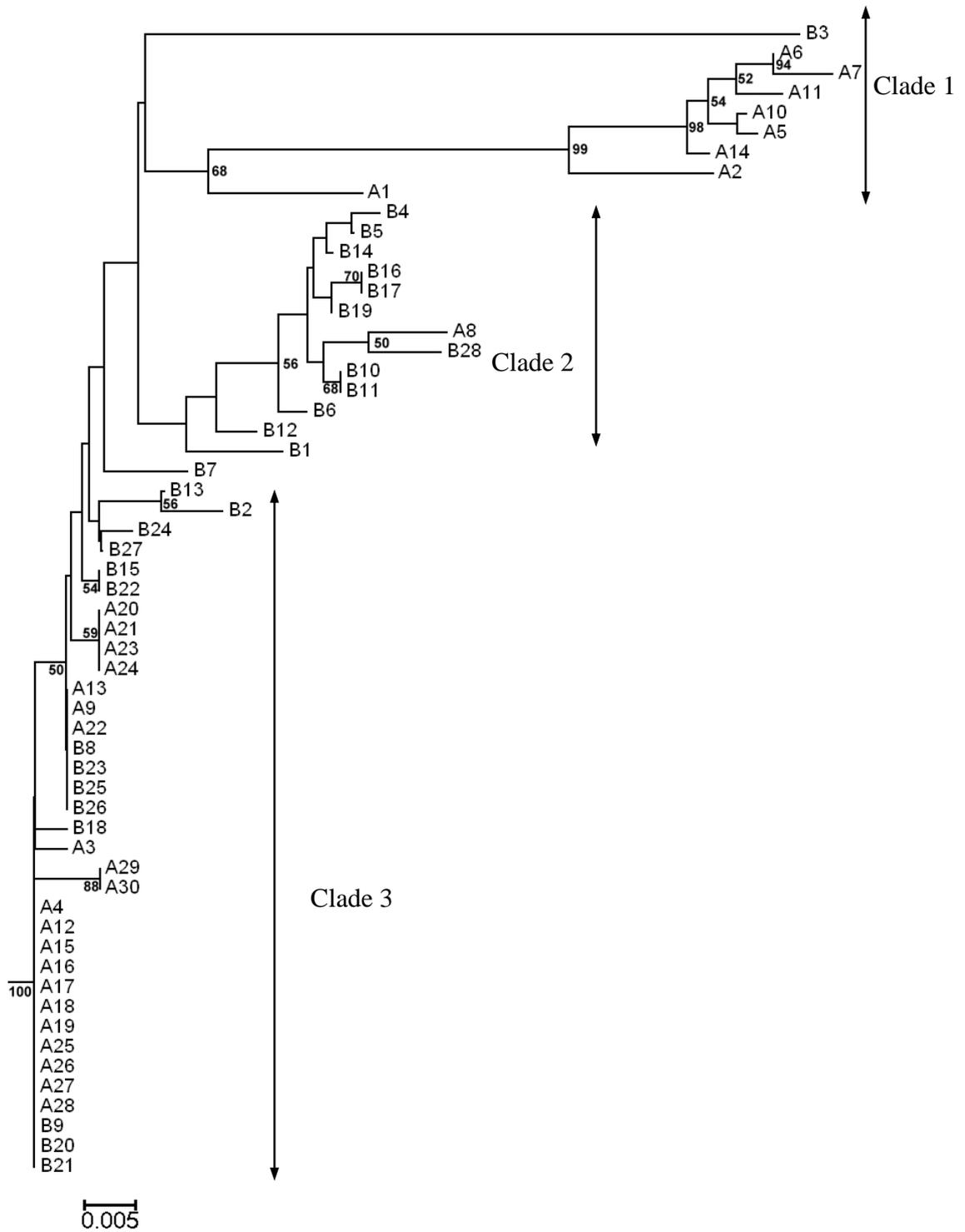


圖 3. 2004與2005年的台灣鮭魚樣本演化樹圖。以NJ法構建的演化樹，顯示第一號防砂壩至第三號防砂壩間的野生台灣鮭魚族群由3個主要系群組成。Bootstrap值顯示於節點（僅標示大於50的Bootstrap值）。刻度0.005代表Dice index遺傳距離。數字1至30(A1~A30)，31至58(B1~B28)分別代表2004和2005年採集之台灣鮭魚樣本。

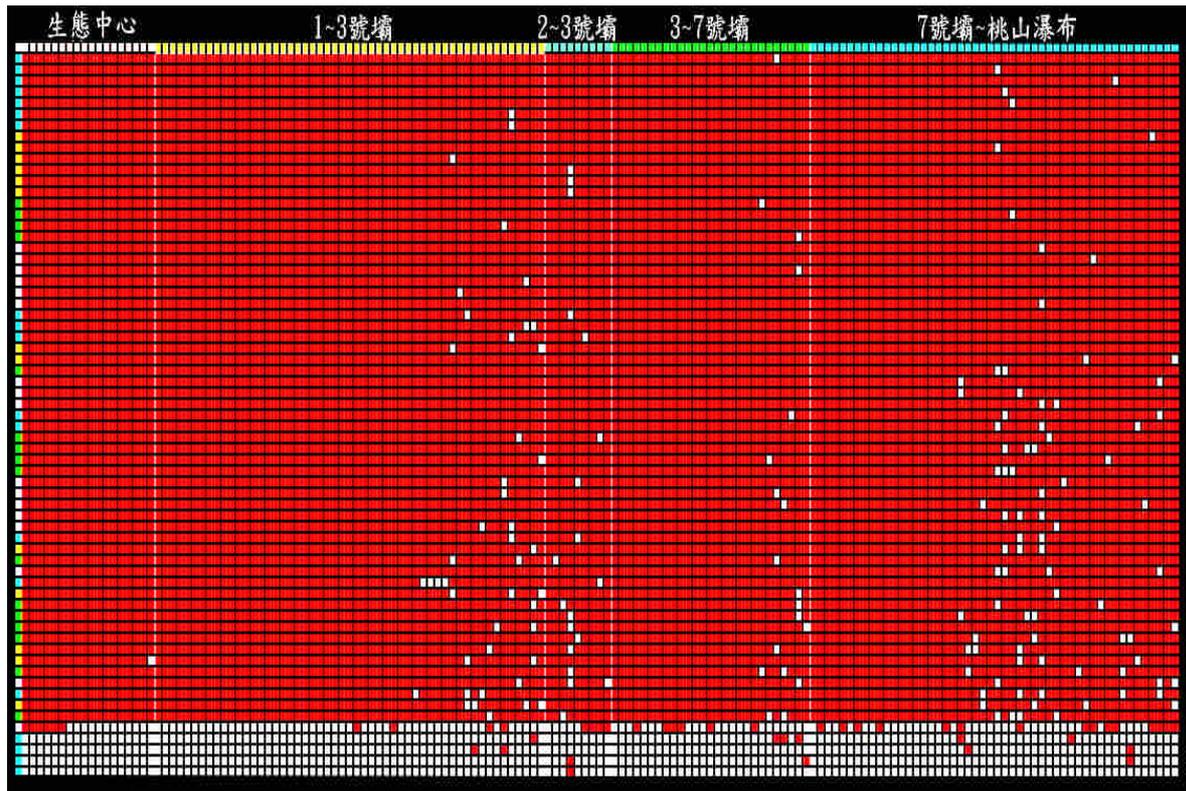


圖 4. 模式化AFLP的電泳圖。長方形白點表示有差異的擴增片段。顯示第七號壩以上至桃山瀑布（藍色）台灣鮭魚的歧異度和多樣性高，而台灣鮭魚生態中心（白色）的養殖族群多樣性很低。本研究使用四對不同的選擇性引子對（E-AGC/M-CTT、E-AGC/M-CTG、E-AGG/M-CTG、E-AAG/M-CAA），共獲得105個大小介於100-400bp之間的有效擴增片段。其中 40個片段(39.1%)為全部的樣本所共有，其餘 65個片段 (61.9%)僅見於部分個體，表現多樣性。

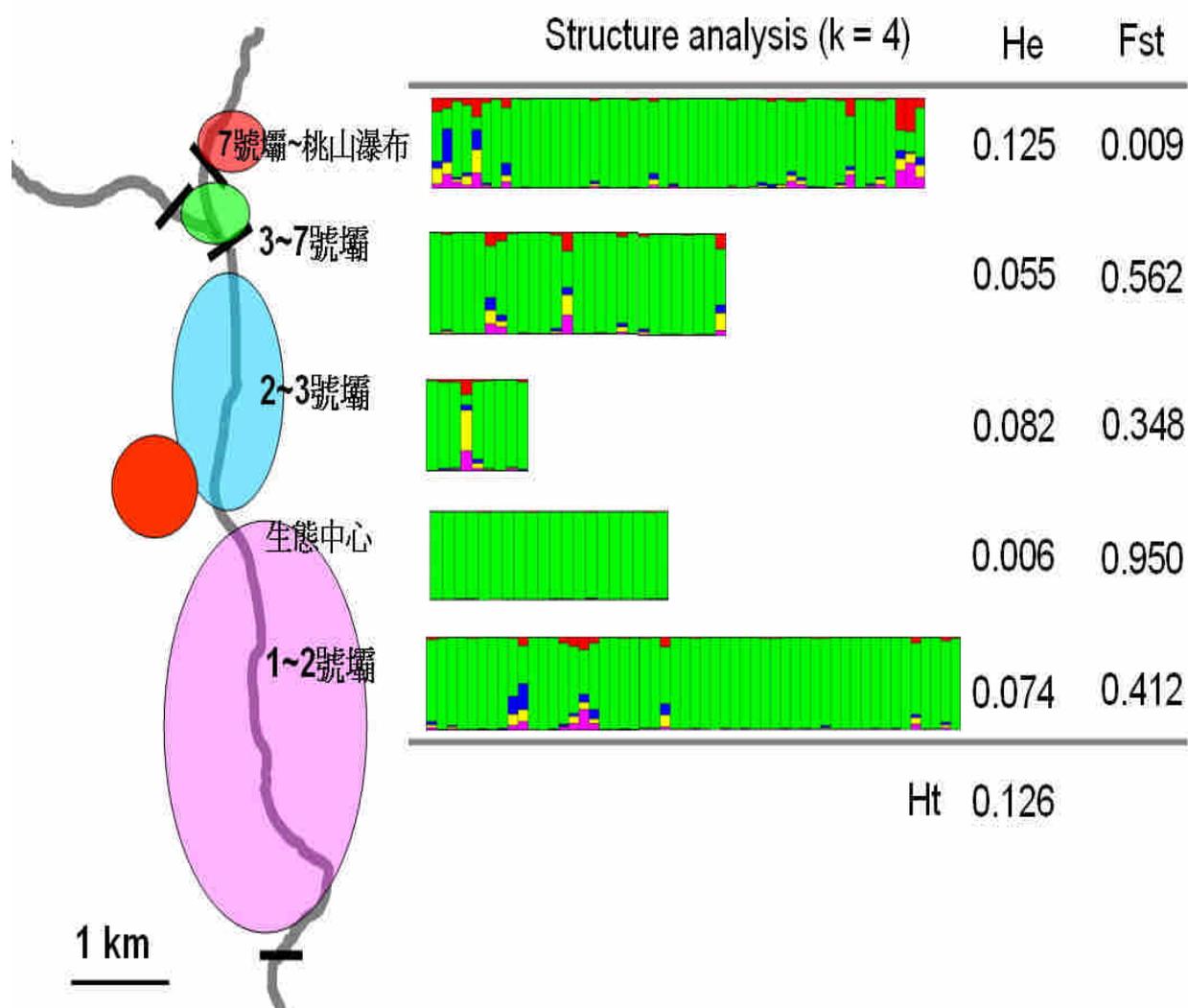


圖 5. 由遺傳多樣性指數 (He) 及Structure分析的遺傳分化指數 (Fst) 顯示第七號壩以上台灣鮭魚的多樣性最高 (He = 0.125)，而台灣鮭魚生態中心 (紅圓點) 的養殖族群多樣性最低 (He = 0.006)，而且嚴重分化。Ht：全部遺傳多樣性指數。

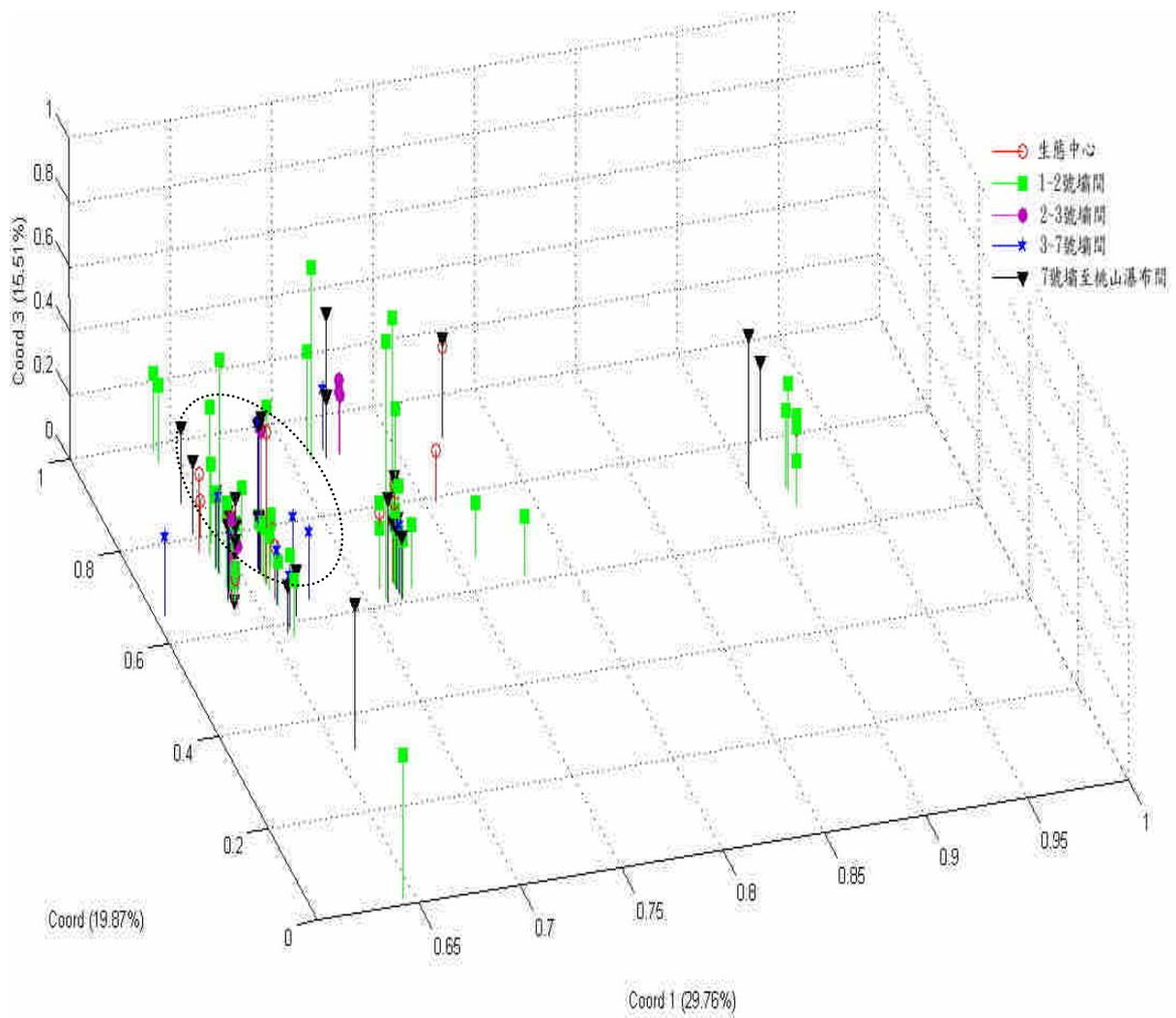


圖 6. 橢圓形虛線表示2006年各採樣點的台灣鮭魚族群都存在著一個主要的核心系群。第一主成份 (Coord. 1) 佔全部變異的 29.76%，第二主成份 (Coord. 2) 佔 19.87%，而第三主成份 (Coord. 3) 佔 15.51%。

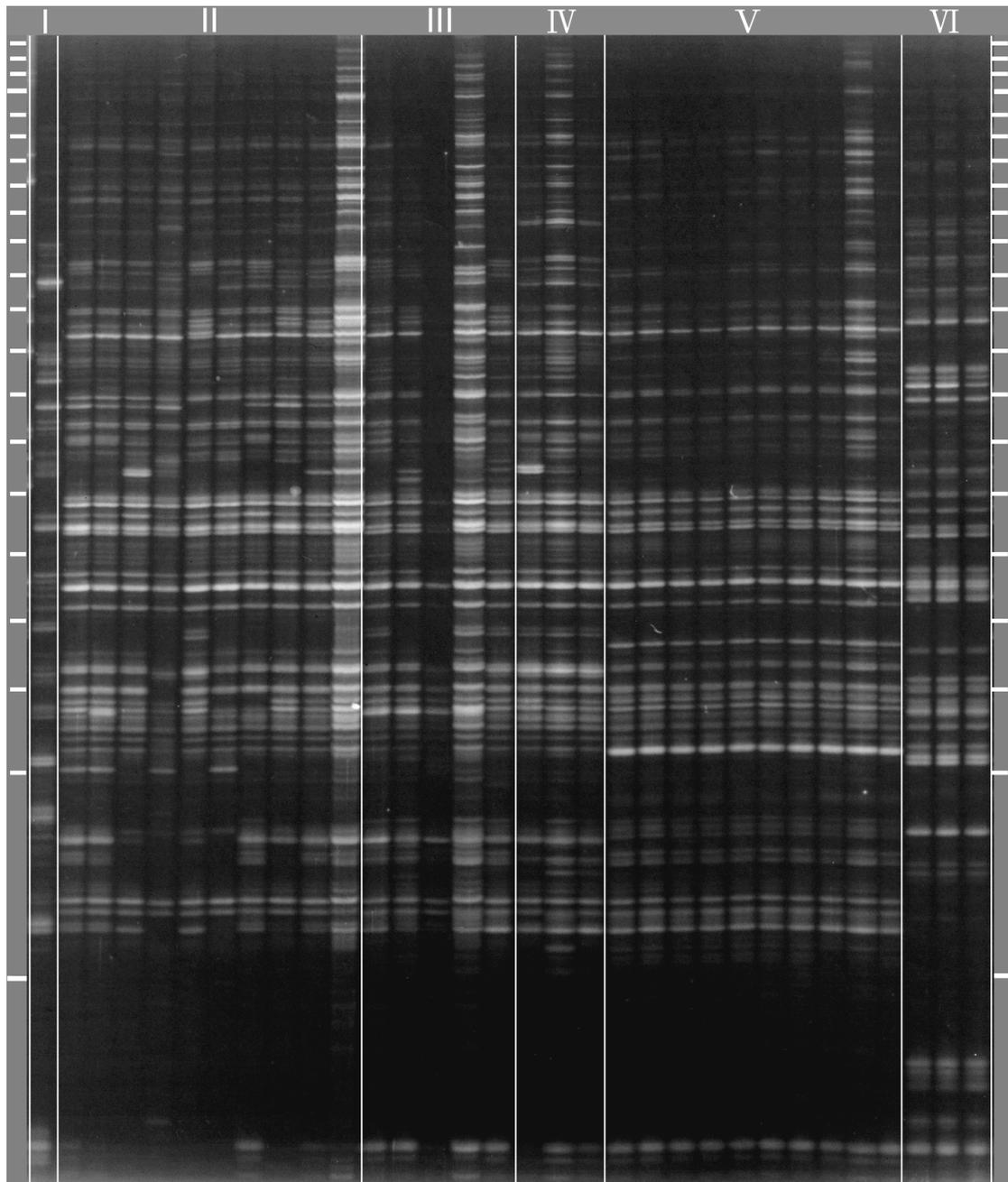


圖 7. 六種鮭魚(虹鱒、石川鮭、櫻鮭、琵琶鮭、台灣鮭魚、樺太鮭)的AFLP(E-AAG / M-CAT)擴增圖譜(部分)。由左自右依次為：I、(*Oncorhynchus mykiss*)； II、(*O. masou ishikawae*)； III、(*O. masou masou*)； IV、(*O. masou* subsp.)； V、(*O. masou formosanus*)； VI、(*O. gorbuscha*)。M 為 10bp DNA Ladder (Invitrogen)。

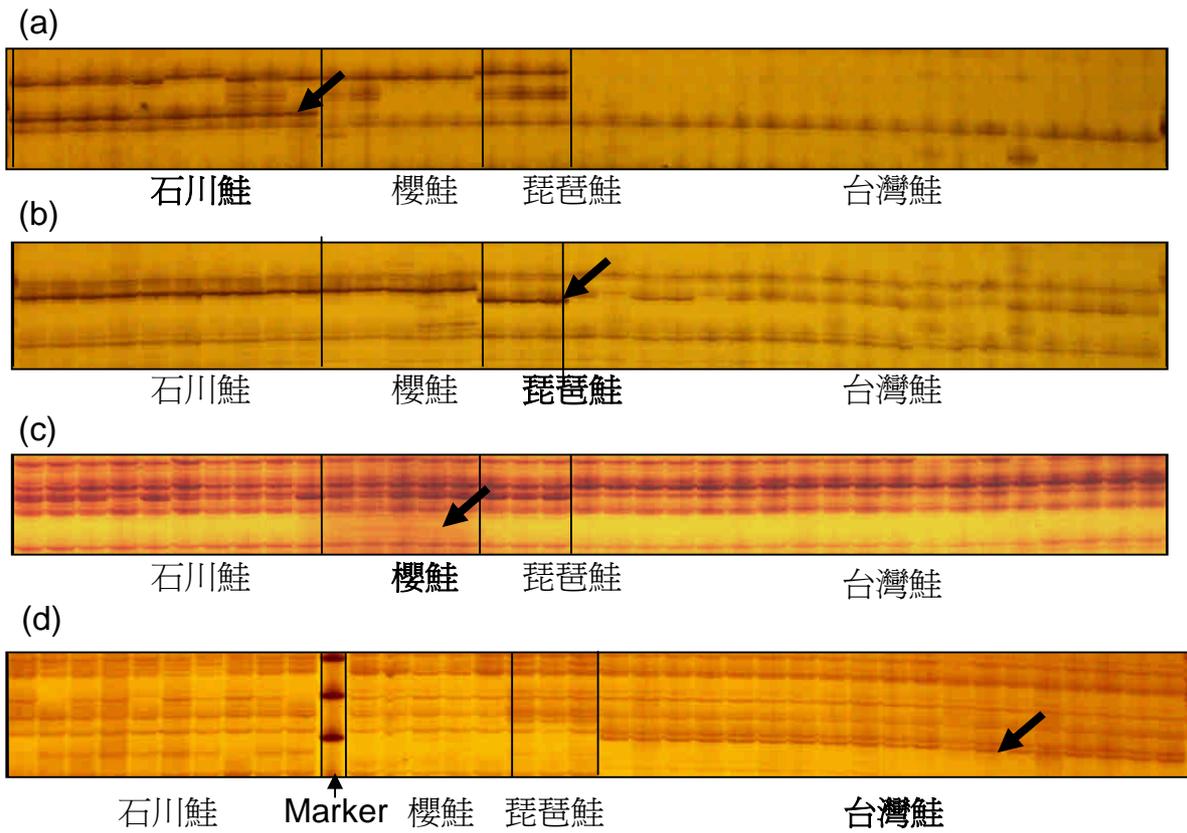


圖 8. 櫻鮭家族各亞種AFLP的特有條帶。箭頭(↙)表示(a)石川鮭(*O. masou ishikawae*)、(b)琵琶鮭(*O. masou subsp.*)、(c)櫻鮭(*O. masou masou*)、及(d)台灣鮭(*O. masou formosanus*)的特有條帶

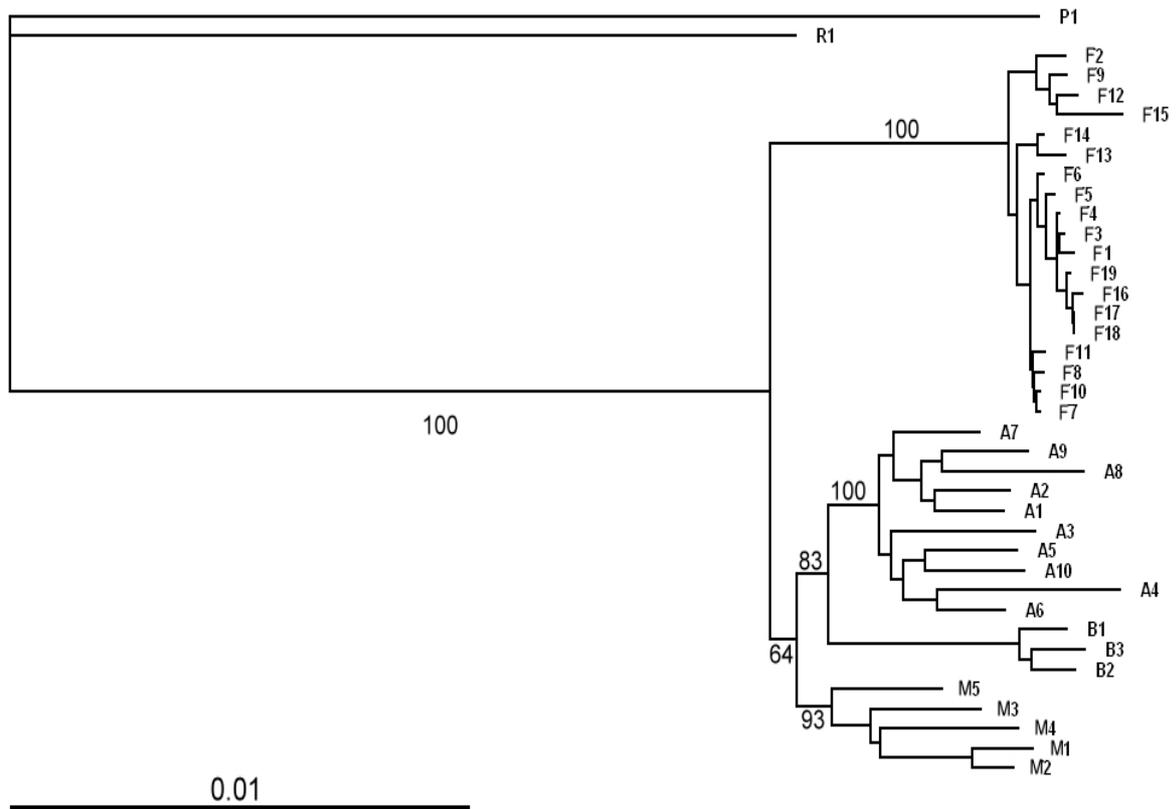


圖 9. 以NJ法建構的六種鮭魚演化樹。AFLP數據以PHYLIP軟體進行分析(RESTDIST計算遺傳距離，SEQBOOT進行1000次重覆)，並以虹鱒做為外群(outgroup)，Bootstrap值標於各分枝旁(只顯示大於50的Bootstrap值)。虹鱒(*Oncorhynchus mykiss*)：R1；石川鮭(*O. masou ishikawae*)：A1~A10；櫻鮭(*O. masou masou*)：M1~M5；琵琶鮭(*O. masou* subsp.)：B1~B3；台灣鮭(*O. masou formosanus*)：F1~F19；樺太鮭(*O. gorbuscha*)：P1。

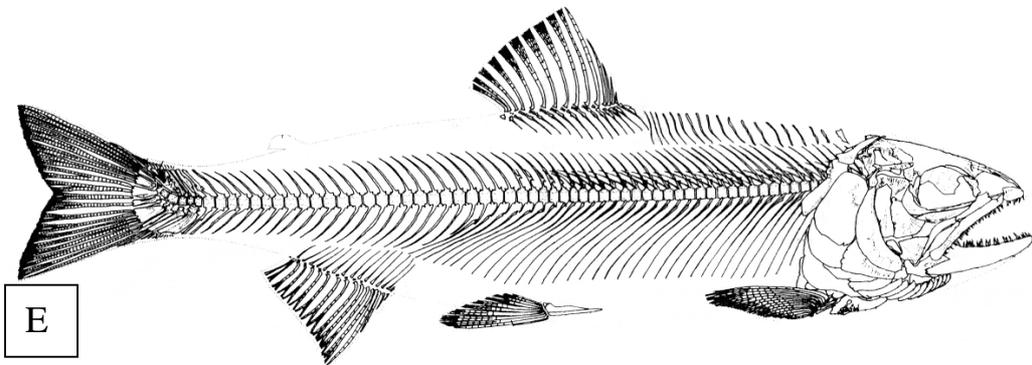
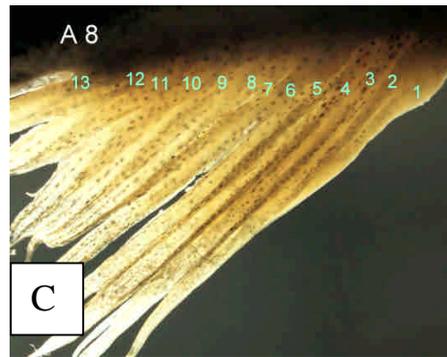
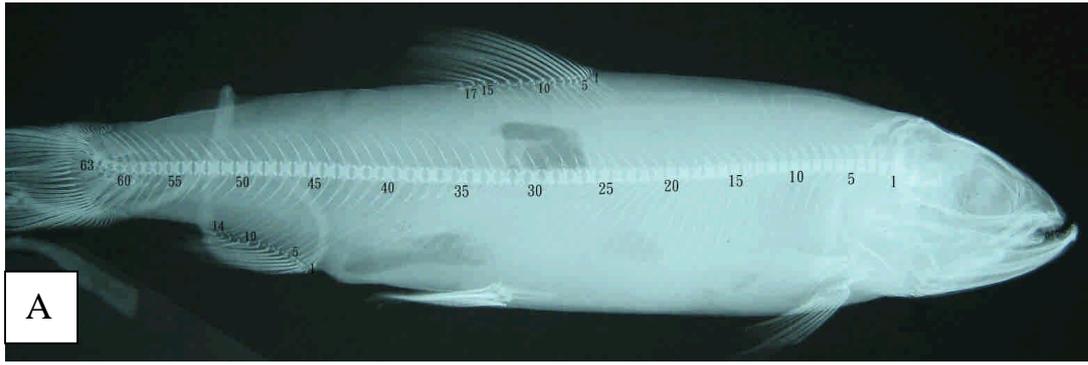


圖 10. 計數形質研究方法比較。以X光(A,B)、光學顯微鏡(C)和透明魚骨(D)等方法對台灣鮭魚進行形態學研究。