

基因生萬物

台灣野生生物基因多樣性保育

專文彙編



行政院農業委員會林務局 印行

序壹

2001年，台灣第一個研究基因保育的團隊在農委會的支持下組成了。這是一個由國立台灣師範大學、台灣大學、成功大學、屏東科技大學和台北市立動物園、國立自然科學博物館、國立海洋科技博物館籌備處等學校和公務機關的學者專家們結合的隊伍，成立的目標是以台灣的原生或稀有、特有的生物為保育對象，研究最基礎的物種、族群的基因多樣性。為了有效執行這個整合型計畫，農委會特別在台師大設置了遺傳多樣性實驗室，開放給整個團隊使用。有了這樣的實驗室，各校的年輕學者、學生們就有一個良好的環境，對台灣野生生物的遺傳保育工作打下了很堅實的基礎。

這本《基因生萬物》，就是執行台灣野生生物基因多樣性保育研究的專文彙編，也是各個參與計畫的學者、專家和同學們的成果報告。這本文集是給國人閱讀的，以科普方式呈現，因為，要保育和永續利用台灣的自然資源，必須讓全民先有正確的保育觀念和普及的保育知識，因此這本書裡便出現像「乞丐趕廟公」、「似是而非」、「黃金追擊」、「我們眼中的草」…等標題，而其內容卻是學者們精心設計和實驗研究的成果。這裡的每篇文章都已發表在國際科學期刊，換句話說，每篇都是最高水準的研究報告。將這樣的水準的論文，轉化成可讀性高的科普讀物，是要花大精神細心琢磨句讀才寫得好的。

「登高必自卑，行遠必自邇」，要行遠路總要從眼前的一步踏出，要保育台灣的自然資源，足供子孫後代永續利用，就要從最基本的「知識提升、全民教育」做起。這踏出的一步，像可以幻化萬千的基因，會生出萬千個愛，長存在台灣的人民與大自然裡。

行政院農業委員會
主任委員

蘇嘉全 謹識

貳 序

生物多樣性公約所揭櫫的幾個重點之一是：確認保護生物多樣性是全人類共同關切的問題，也申明各國擁有自己的生物資源主權，更在公約第一條中強調「保護生物多樣性、持續利用其組成部分，以及公平合理分享由利用遺傳資源而產生的惠益」是主要目標。因此，基因資源保育時代的幟幕，早在1992年公約公告之前，便已開啟了。

台灣在生物多樣性保育的世界舞台上，和其他事務一樣，總被視為一個櫥窗，櫥窗裡的擺飾因著大環境的改變而更換，某些時代，我們竟然擺出了「當街殺虎，岸邊屠鯨」的大戲，留給世間人的文明印象就可想而知了。爾後，歷經多年調適，這櫥窗轉成展示台灣的生態廊道、植被圖像、生態旅遊、物種保育等實績，總算導正了視聽，讓世人見識了生態台灣、活力臺灣、多樣台灣的形象。

如今，大環境有了重大的改變，大焉者看全球變遷，次焉者看基因保育，台灣這個櫥窗不能像東非的肯亞，擺出一個因植樹綠化非洲而獲頒2004年諾貝爾和平獎的汪嘉莉·馬塔伊（Wangari Mathai）其人其事讓世人瞻仰，於是就展示這樣一本保育基因的論著，讓台灣站在舞台上最適當的，小而美的棲位(niche)上。

個人自1992年7月起擔任行政院農業委員會特有生物研究保育中心主任時，即體認到生物多樣性是生態保育工作的世界新趨勢，也帶領著中心同仁在國內進行系統性的調查研究與教育宣導工作，自任職林務局以來也積極的落實生物多樣性推動方案，也期待全國民眾一起參與。

這一本《基因生萬物》是由專家學者們把他們五、六年來的研究成果用科普形式呈現給世人的報告。內容包括昆蟲(2篇)、魚類(1篇)、兩生類(2篇)、爬行類(2篇)、鳥類(3篇)、哺乳類(2篇)加上植物(6篇)，總共18篇保育基因論文，可謂空前之舉。內容則包括了新種的發現、小族群的危機、雜交種的猖狂、基因流的漫長，還有那一夜頭白的芒草，竟可能是明日能源的希望。

這樣一本中文的、深入淺出的文集，我們其實期待已久，在我們覽閱之時，切莫忘學者們對台灣的保育和永續所作的貢獻。

行政院農業委員會
林務局 局長

顏仁德

謹識

前言

基因是遺傳的基本單位，生命靠著遺傳延續，讓一段段的基因一代代傳遞，讓一個個體、一個族群、一個物種的特徵、性狀和功能得以傳接，從遠古到現在，從現在到永遠，延綿不絕。然而，族群裡代代相傳的基因如果沒有多樣性，就無法通過多變環境的選擇。要是把經遺傳所獲得的基因組合當成先天的賦予，把環境變化所引發的生存壓力看作是後天的薰陶，這先天、後天相互作用產生的轉變和結果，就是演化和適應。

基因多樣性是研究生物多樣性最基本的項目，這個物種能不能演化和適應？這個族群基因庫裡有多少變異，這些變異如何在族群內的個體間和族群之間流動？這多樣的基因用什麼方式傳給後代？是透過近親配對還是逢機配對？若要逢機配對，這個族群要多大才行？基因能流傳多遠？只限在一個物種之內還是可以跨越物種？當新的基因組合發生的時候，表現成什麼樣子？是子肖其親？還是出現了新種？果有其事，是哪些異象造就了它？這些問題都和保育與維持物種、族群和生態系的存活直接有關。

回答這些問題的第一步是要查出這個物種的族群基因多樣性。現在研究基因多樣性所使用的工具是各式各樣的分子標記，無論是細胞核（父母雙系遺傳）或胞器（多為母系遺傳）的分子序列（DNA sequences），或是分子指紋技術（DNA fingerprinting，包括RAPD、AFLP、microsatellite DNA等），因其解析度的不同，而提供了解決物種的界限或族群分化的有利工具。

分子生物學的方法中，有兩項發展大大地幫助了基因保育方面的研究。第一是在1985年發展成功的PCR技術（Polymerase Chain Reaction, 聚合酶鏈反應），運用這項技術可使微量的DNA片段複製上百萬遍，因此只需要非破壞性的採取一點點樣品，像鳥羽、獸毛、植物的一小片葉子，便可以進行實驗性研究，甚至新鮮的排遺（像「黃金追擊」裡使用的水獺排遺）、博物館裡存放多年的標本組織樣本（像畫眉鳥從各大標本館中採取的皮屑，圖一），都能用PCR技術得到足夠量的DNA供作研究。



（圖一）



同樣的，像RAPD（Random Amplified Polymorphic DNA）和AFLP（Amplified Fragmented Length Polymorphism）都是用PCR放大DNA片段找尋多型性（Polymorphism），這些實驗方法，在本論文集也都被應用。

本論文集裡大部分研究方法都提到使用粒線體和葉綠體DNA，這是因為每個細胞裡只有一個細胞核，卻含有許多的粒線體和葉綠體，所以取得mtDNA和cpDNA也較容易，mtDNA和cpDNA都是母系遺傳，因此做出來的基因定序是單一而非兩套。

這樣的特性有其缺點，就是只能檢驗到母系這一支對這個物種演化上的貢獻，而無法測出父系的貢獻。當然這個缺點也有它的優點，當檢查基因流傳的來龍去脈時，後代的遷移和基因流入的貢獻就可以直接間接的測試到了。

物種為什麼會瀕危以致滅絕？這個問題有許多思考的面相，當棲地破壞或消失時，自然物種也就跟著消失了；然而從族群遺傳的角度去看，一個族群裡的個體數小到一個程度，族群內基因的傳遞，也就是遺傳下來的基因就會發生問題。例如一個族群裡有1000個個體，雌雄各半，便有足夠的個體產生足夠數量的後代，帶著足夠多樣的基因，換言之，這個基因庫裡，多樣性是維持住了的。可是如果族群小到只剩下10個個體了，雌的又少，又有生殖期的問題，很容易發生近交衰退（inbreeding depression），造成生物適存度的降低，另外，小族群有基因漂變（genetic drift）問題，就是族群中逢機性地失去了某些基因，某些基因在配對組合中未被遺傳到下一代，這族群基因庫的多樣性就減少了。這種情形一旦發生，族群只會愈來愈小，基因庫裡的多樣性只會愈來愈窄，終至僵化（fixed）成單一基因型。一個族群裡如果基因型只有一式，除非再有基因流入或族群內發生基因突變，否則就一直僵在那裡，有個大病小災的，就可能把整個族群滅絕。

這種危機發生在島嶼上的機會特別大，不論是地理上的島嶼或是生態上的島嶼，小族群一旦基因僵化，下一步就是滅絕。所以在像台灣這樣的島嶼上，許多已被限制在高山上的小族群，是不是已達基因僵化，是個非常急迫的研究專題。本文集中所研究的，幾乎都有類似的危機，其中像黑面琵鷺就是有嚴重生存危機的小族群的一個實例。

因此，了解生物的遺傳多樣性，有助於解決以下幾個生物多樣性保育的基本問題：

1. 鑑定個體、物種、族群和保育的單位：像台灣的溪哥原本是有地理隔離的，經過基因多樣性的研究發現，外表不易區分的溪哥，族群中已混有外地來的個體，這是因人為放流的不當舉措所造成的，保育應從杜絕放流著手；經分子遺傳的鑑定，方知台灣畫眉是個未曾被研究過的新種，保育策略便是限制進口畫眉，這項研究便為此禁令的頒布提供了學理上的支持；眼鏡蛇的保育研究單位不應以種為單位，而是必須讓東部、西部族群分隔。

2. 決定雜交地帶和基因混雜的族群何在：像淡水龜的研究發現了雜交個體和潛在的雜交地帶（hybrid zone）；蔣鎮宇教授與美國Barbara A. Schaal教授等，證實了引起美國入侵生物大災難的檉柳是原本不連續分布於東亞及中亞的兩種檉柳在美國雜交成功的新種。
3. 研究基因散布和流傳的量化指標：「黃金追擊」中利用水獺的排遺萃取DNA，追蹤族群內基因流動的範圍；細蕊紅樹的保育單位應該以太平洋和印度洋來劃分，因為馬來半島的確阻隔了兩個水系的紅樹林的基因交流。
4. 量測現生和過去族群的大小，藉以明白它是否有過生物多樣性減損的問題存在：像黑面琵鷺的族群曾受強大的環境壓力影響，造成了瓶頸效應，現在的族群大小遠非當日可比。

同時基因多樣性的研究結果也可以作為生物技術開發應用的基本資料，在「安得基因抗重金」這篇報告中，便整理、尋找能聚集環境中重金屬以減少或消除污染的指標植物，這些植物或微生物也有著高度的基因多樣性，正是我們這個工業發達、污染嚴重的小島，應用昌明的科技解決土地、海洋污染問題的希望。

從2001年起，農委會和所屬林務局就對這個整合型台灣野生生物基因多樣性保育研究計畫給予全力的支持，這些研究結果也已經應用到保育策略釐定的依據和未來對應全球變遷、棲地劣化、瀕危及特有物種的族群和基因的保育和永續。本研究團隊之結合恰如一個健康的物種，在族群內個體間有高度的多樣性，在族群間基因流傳順暢，有高度的關聯整合，這樣的物種、或者說團隊是可以持續發展的。

致謝

本彙編承林務局「台灣野生生物基因多樣性保育專文彙編計畫」支持，彙編中各項研究成果亦承農委會「台灣野生生物遺傳多樣性與保育遺傳研究計畫」之支持。

感謝文集中每一位貢獻研究報告和論文的學者、專家、老師和同學們，感謝鍾慧元小姐全力協助完成編輯工作，感謝財團法人台北市私立勝利身心障礙潛能發展中心在本書美編上的貢獻，感謝張瑞謙先生自籌劃至完成的全程參與。

國立台灣師範大學
生命科學系教授

黃金



目次

農委會主委序 /蘇嘉全

林務局局長序 /顏仁德

前言 /黃生

1 蝴蝶基因多樣性研究——
從綺灰蝶、紋白蝶、原生種與外來種談起
/徐增峰·吳立偉

11 保育類蝴蝶——
黃裳鳳蝶遺傳多樣性與保育生物學
/楊平世·吳怡欣

21 台灣溪哥種類知多少 放流族群源自哪——
DNA驗明正身
/馬國欽·于宏燦

31 台灣山椒魚的基因變異及種化
/賴俊祥·呂光洋

41 為橙腹樹蛙闢新路
/周文豪

53 「似是而非，似非而是」的淡水龜世界——
基因混雜與雜交
/陳添喜

63 黑白蛇郎君一家親？
台灣產眼鏡蛇 (*Naja atra*) 的色型變異與保育遺傳學
/林華慶·林思民

71 保育夾縫求生的台灣環頸雉
/陳美惠·袁孝維·林曜松

81 外來種與本土種的相遇——
畫眉與台灣畫眉的雜交
/李壽先·姚正得





時光倒流——
從遺傳多樣性推估黑面琵鷺歷史族群數量
/楊愷樂·李壽先 **91**

黃金追擊——
以排遺中的DNA追蹤水獺的族群生物學
/李玲玲 **99**

台灣山羌之基因多樣性
/王穎·王佳琪·姚秋如 **109**

我們眼中的草，別人心中的寶——
台灣的芒草
/周昌弘·黃生·蔣鎮宇·許再文·江友中 **117**

生物多樣性與生物技術——
作物的馴化與二次綠色革命
/Barbara A. Schaal, Kenneth M. Olsen
Jason P. Londo·蔣鎮宇 **127**

乞丐基因趕廟公！外來生物大入侵
/蔣鎮宇·Barbara A. Schaal, John F. Gaskin·許再文 **137**

植物修復技術——
安得基因抗重金
/洪國翔·許再文·蔣鎮宇 **147**

高山植物哪裡來？怎麼走？
/陳志雄·王震哲 **159**

胎苗漂啊漂 基因流啊流
/廖培鈞·黃生 **169**







蝴蝶基因多樣性研究

——從綺灰蝶、紋白蝶、
原生種與外來種談起

撰文／徐瑋峰·吳立偉

攝影／吳立偉

白粉蝶來自何處？

六○年代，台灣的菜農遭受了嚴重的打擊，當時白粉蝶（*Pireis crucivora*）的數量突然大增，白粉蝶幼蟲不但危害了各種十字花科的青菜，也在爭奪棲地的過程中，把一般認為是台灣原有的緣點白粉蝶（*Pireis canidia*，即台灣紋白蝶）驅離了菜園，避居山野。

這種危害嚴重的菜蟲既然在六○年代大發生，就有許多關於牠們「來自何處」的判斷，當時台灣的蝴蝶專家把這個物種的大發生和從日本進口高麗菜這件事作了連結，認為是高麗菜帶進了蟲卵和幼蟲，在環境適

宜、天敵未現的情況下，白粉蝶遂大舉繁殖。農民只能利用農藥除蟲，然而蟲未必能除盡，農藥的殘餘却到了我們的身體中。

自然界生物間的消長盛衰需要維持平衡，若有適當的天敵控制菜蟲，便不致於過度繁殖。使用農藥滅蟲其實也殺盡了包括菜蟲天敵在內的其他生物，是另一種形式的嚴重破壞平衡。

找尋天敵有許多方法，最根本的方法是先找出這個物種的原棲地，而這種找出「來自何處」的方法稱為親緣地理學。近年來親緣地理學的研究方法已應用到了分子層級，即採用少許材料、萃取DNA，進行一連串的實驗，找出變異點上可供判斷的分子標



（上圖）攝食白花鬼針草花蜜的白粉蝶成蝶
（右頁圖）紋白蝶幼蟲

攝影／徐堉峰
攝影／徐堉峰





蘇鐵綺灰蝶黃色型的幼蟲

幟，再進行樣品比對和數據分析，就會得到一組親緣關係樹，物種間、族群間、甚至個體間親緣關係的疏密，就能顯示在分枝清晰的關係樹上。

經過遺傳多樣性研究後，對白粉蝶和緣點白粉蝶的親緣與地理關係就有了一些認識：

遭蘇鐵綺灰蝶幼蟲與介殼蟲危害的蘇鐵



第一、白粉蝶這種極為成功的蔬菜害蟲其實可能來自許多不同地區，而侵入台灣的次數可能也不只一次。

第二、如果我們打算找尋白粉蝶的天敵以充當防治工具，既然台灣的白粉蝶可能並非來自日本，那麼牠究竟源自何方？搜尋的地理範圍不能只限於日本地區。

第三、像這樣演進快速的物種，是不是已經適應了台灣的生態系統？

問題始於六〇年代，又涉及國計民生，但經過三十多年的摸索，傷透了多少專家的腦筋，到現在才只有這一點認識！這仍需藉重基因多樣性研究，才能更進一步擬定對策。

蘇鐵葉片堅硬銳利，研究人員靠近觀察蘇鐵綺灰蝶時需穿著長袖長褲，以防遭葉片劃傷。





在蘇鐵枯葉上交配的蘇鐵綺灰蝶成蝶

綺灰蝶源自何方？

八〇年代的台灣又發生了一件蝴蝶大事，幼蟲以蘇鐵嫩葉為食的蘇鐵綺灰蝶 (*Chilades pandava peripatria*) 大量發



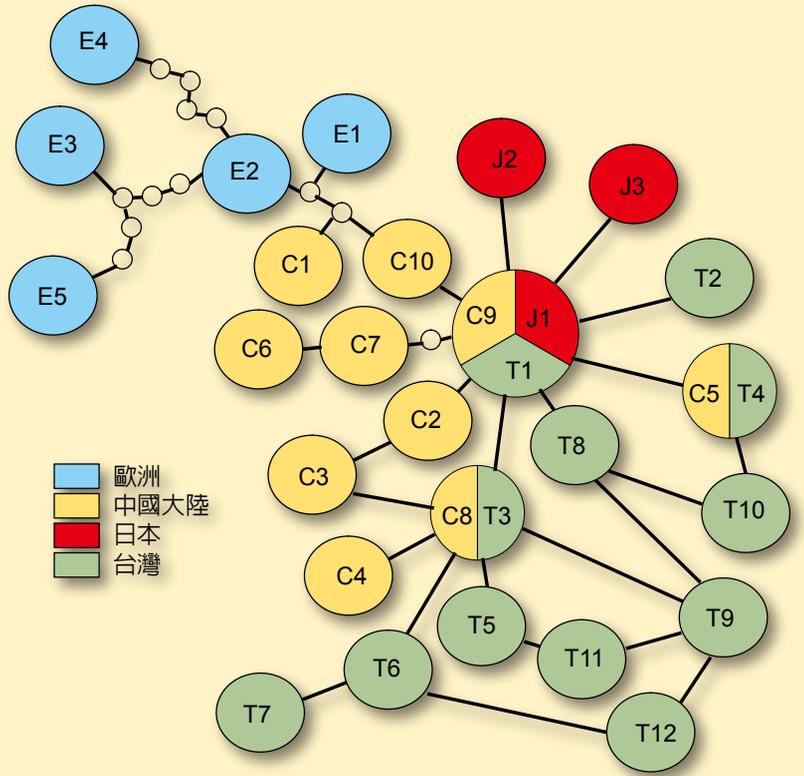
蘇鐵綺灰蝶在蘇鐵嫩芽上產卵

生，戕害了蘇鐵與台東蘇鐵的生存。

這種小蝴蝶在昔日原本是縹緲神秘珍稀難見，直到一九七〇年代結束，全台已知的標本也不過寥寥數隻。然而，這種看來嬌小羸弱的蝴蝶，在一九八〇年代晚期突然族群量暴增，一躍成為台灣各地為害蘇鐵最嚴重的害蟲之一。

由於事發突然，有的人便推論牠也許是外來種。在比對了台灣地區及東南亞其他地區標本的粒線體DNA序列之後發現，台灣產的蘇鐵綺灰蝶有許多獨特的基因型，這說明了台灣的蘇鐵綺灰蝶是原生種類，而其族群作為特有亞

此圖表示台灣地區紋白蝶與鄰近地區紋白蝶的親緣關係。每個圓圈表示獨特的基因型，基因型間的關係以線相連。不同顏色及英文字母表示來自不同的地區。藍色：歐洲地區（E）；黃色：中國大陸地區（C）；紅色：日本地區（J）；綠色：台灣地區（T）。台灣地區的紋白蝶與日本及中國大陸皆有相同的基因型。顯示台灣地區的紋白蝶來自日本或中國大陸地區。



健康的蘇鐵嫩芽



種是有效的。牠會從與世無爭的稀少種搖身一變成為害蟲，其實是因人而起；是人們無知地大量栽植外來種蘇鐵所種下的惡果，而不是因為這種蝴蝶突然性情大變。

台東蘇鐵是台灣地區的特有種，僅分布於台東、每年也只在春季開一次新芽。蘇鐵綺灰蝶的生活史卻沒有配合這樣的物候，牠們從卵長成為蝴蝶要不了一個月。許多熱帶性蝶類也都有類似的策略，因此在春季過後，除了依賴台東蘇鐵偶然長出的少量不定芽維生，蘇鐵綺灰蝶就再也找不到幼蟲生長發育所需的新芽了，只能苦等下一回新綠的到來。在這種情形下，別說族群擴張，在秋冬季裡，即使是台東蘇鐵原生的台東峽谷裡，蘇鐵綺灰蝶也只能苟延殘喘。

然而，一九八〇年代晚期，園藝界突然吹起蘇鐵風，不只是公園、學校、一般住家種起大量蘇鐵，連都會區都開始以蘇鐵作為

行道樹。可是這些遍布全台的蘇鐵植株多半是開芽次數多、期間長的外來種蘇鐵，為蘇鐵綺灰蝶提供了四季無缺的大量食物，也才引起了蘇鐵綺灰蝶的族群暴增。

美麗的鳳蝶保育指標

研究過寬尾鳳蝶的粒線體DNA後，發現台灣的寬尾鳳蝶 (*Agehana maraho*) 與大陸的寬尾鳳蝶 (*Agehana elwesi*) 在遺傳上已有分化，因此可能可以視為特有種。有趣的是，棲息在華西的寬尾鳳蝶和其他地區沒有白斑的個體在粒線體DNA序列上並無不同，可以知道牠和台灣的寬尾鳳蝶關係並不近。除此之外，分析結果還發現，亞洲特有的寬尾鳳蝶類蝴蝶最可能的姐妹種竟是一種棲息在北美州的鳳蝶，說明牠們可能是發源於分布在全北區之祖先種的苗裔，擁有著漫長的歷史。



遺傳多樣性研究的重要性

除了以上提及的三項實例之外，其他還有不少相關研究也已在進行中，包括另一種保育類蝴蝶黃裳鳳蝶及其他一些具有奇特生物特性的種類。相信在不久的將來，遺傳多樣性資料必將可協助我們瞭解蝴蝶保育的重點，以及遺傳多樣性特別高

台灣寬尾鳳蝶分布於台灣中、北部1000~2000公尺山區，幼蟲攝食樟科的台灣檫樹。體型較中國大陸的中華寬尾鳳蝶略小，後翅上有明顯白斑。
攝影／呂至堅

的熱點 (hot spot) 地區，為國內的蝴蝶保育工作提供堅實的基礎。

延伸閱讀

王齡玉、李璋、黃生、徐培峰 1998. 輕海紋白蝶、臺灣紋白蝶與日本紋白蝶間之遺傳距離估計 師大生物學報 33: 47-55.

藍伯倫 1999. 東陞蘇鐵小灰蝶族群生物學：族群之變動 國立臺灣師範大學生物學系碩士論文。

李宜欣 2004. 臺灣島內緣點白粉蝶與白粉蝶粒線體DNA 變異研究 國立臺灣師範大學生命科學系碩士論文。



台灣寬尾鳳蝶的幼蟲，軀體前端有兩個大大的假眼，可以嚇阻天敵。
攝影／呂至堅



台灣檫樹是台灣寬尾鳳蝶幼蟲的食草，零散分布於台灣中海拔山區，北部有較大的族群。台灣檫樹不但是台灣特有种，也是冰河孑遺物種。
攝影／徐培峰

徐埇峰是個在台北市長大的小孩，但對於自然生態的喜好，卻是從小學時代就已養成。在一次野外郊遊的路上，他不經意地發現了一枚金光

閃閃的小東西，美麗得像是珍貴的珠寶，表面還能反射影像，彷彿是小小的哈哈鏡，湊近時還能看到自己變大的圓臉。於是他興沖沖地將這枚「寶物」帶回家，打電話給平時常替他解答自然科學疑問的姑姑，請教這是什麼東西。後來，經過多方打聽，終於請教到蝴蝶專家陳維壽先生。經過陳先生的鑑定，得知這枚金光閃閃的東西其實是「一顆紫斑蝶的蛹」，年紀小小的徐埇峰自此像是像中了魔法般，對蝴



徐埇峰

國立台灣師範大學生命科學系副教授

蝶如痴如醉。

從美國柏克萊大學取得系統生物學博士回台灣後，徐埇峰立即在台灣師範大學成立了他最想進行的蝴蝶的研究室。目前研究室共有學生十餘人，全都從事蝴蝶的相關研究：蝴蝶分類、蝴蝶生活史、蝴蝶與寄主間的關係、蝴蝶群聚生態、蝴蝶親緣關係…等等。可以說只要是與蝴蝶有關的研究，他都很有興趣，也全力支持。

徐老師個性開朗，生動風趣。跟他聊過天、或是上過他的課的學生朋友，都覺得徐老師就像是「大哥哥」一樣，非常有親和力，讓人不知不覺就中了他也中過的魔法，也想在蝴蝶這個領域上作些研究，能讓一般大眾對蝴蝶有進一步的認識。他就是這麼有感染力，影響了許許多多愛好自然的台灣學子，前仆後繼地進入蝴蝶世界，共同推廣蝴蝶的魅力、也探索蝴蝶的秘密。



保育類蝴蝶——

黃裳鳳蝶

遺傳多樣性
與保育生物學

撰文／楊平世·吳怡欣

攝影／蕭忠義（台北市立動物園昆蟲館動物管理員）

台

灣的蝴蝶種類多達400餘種，其中最令人矚目的，莫過於數珠光鳳蝶及黃裳鳳蝶了！但是這兩種鳥翼蝶（*Birdwing butterfly*），一種分布在蘭嶼、一種分布在台灣本島，都因食草與棲地破壞而數量銳減，並於1989年被行政院農委會列為野生動物保育法中的瀕臨絕種及珍貴稀有的種類。不過，分布在台灣本島的黃裳鳳蝶 *Troides aeacus formosanus*（Rothschild, 1899）近年來因野外族群數量有增加趨勢而受到大家的重視；在台灣各地都陸續傳來復育成功的訊息，從南到北、至

西向東，其分布點已延伸至北部的基隆，甚至在台北縣的青年公園都可發現黃裳鳳蝶的芳蹤。我們都知道這種蝴蝶雖然可分布至500公尺以上的山區，但並不應在都會地區出現，這種現象對物種保育到底是好還是壞？難道多就是好嗎？這是值得我們深思的一個問題。

根據Haugum and Low（1985）在“A Monograph of the Birdwing Butterflies”第二冊中的記載，黃裳鳳蝶在世界上共有五個亞種，*T. a. aeacus* Felder, *T. a. szechwanus* O. & O., *T. a. malaiianus* Furhsorfer, *T. a. in-*



sularis Ney, *T. a. formosanus* (Rothschild), 廣泛分布於東南亞及南中國地區；而台灣所產之族群為特有亞種。台灣光復後，對黃裳鳳蝶才有較完整的調查紀錄，也就是山中正夫在1973至1980年間的報告。在山中正夫的報告中，他詳盡檢查各標本館及文獻資料、再加上自己的採集紀錄，發現當時黃裳鳳蝶在全島都有採集及觀察紀錄；在40年代，屏東地區甚至在同一時間內還有高達55隻的採集紀錄，即使到了60年代，全台灣也有74筆的記錄，可見早期的低海拔山區應該到處都可以見到其蹤跡。但由於山坡地過度開發和

都市的快速發展，其棲地遭受破壞，再加上美麗外型成為標本蒐集者的目標，而導致族群數量大幅減少，因而在1974年，大英昆蟲供應者協會（The Entomological Supplier Association of Great Britain）將其列為禁止交易的物種（Collins and Morris, 1985）；15年後、也就是1989年，行政院農委會才將其列為野生動物保育法中的珍貴稀有種類（Yang, 1988; 1998）。



標識再捕法（mark-release-recapture method）是用來估算一個地區族群量及調查蝴蝶遷移的方法，通常使用油性筆以不同翅室點的位置來代替數字編號，或者以縮寫代號表示捕捉的地點及標識者名稱，供再捕獲者辨認，以蒐集野外蝴蝶族群的活動訊息。圖為在社頂自然公園標放黃裳鳳蝶的情形。 攝影／李惠永

根據遺傳多樣性分析，社頂自然公園的族群為黃裳鳳蝶的原始族群，且全年都可在其蝴蝶花廊觀察到黃裳鳳蝶。

攝影／吳怡欣



黃裳鳳蝶的遺傳多樣性分析

由於環境的變化，加上捕蝶人採集的壓力，使得黃裳鳳蝶的數量在1970年代開始大量減少，各地的族群數量大減，有些地方甚至消失不見（Yen and Yang, 2001）；所幸台灣於1980年代開始重視生態保育，並於1984年正式成立第一座國家公園——墾丁國家公園，這正好成為黃裳鳳蝶最佳的保護傘，讓黃裳鳳蝶的族群得以在國家公園的保護下，於墾丁及滿州維持穩定的族群，並成為本種族群擴散至各地的主要來源。

這種假設雖然能利用標識再捕的方法加以證實，但此種方式需動員大量的人力進行監測；而且如標識的數量太少，也不一定回收樣本。所以早期對於此蝶的擴散路線，都只能推測。

不過拜現代分子技術進步之賜，可藉由抽取DNA及萃取粒線體COI基因的方法，來了解各族群基因交流的情形（Caterino and Sperling, 1999）；若再以軟體Dnasp 4.0針對輸出的資料進行nucleotide diversity及haplotype diversity分析，便可進行各地區的遺傳多樣性比較。同時可用TCS1.16軟體進行haplotype演變測試，來推演族群的起源（Rohlf, 2000）。

（左頁）台東的龍田社區是台灣第一個以黃裳鳳蝶為主題所營造的蝴蝶社區。學校及住家會在門口豎立蝴蝶意象，表示社區從事保育黃裳鳳蝶的工作。 攝影／吳怡欣



黃裳鳳蝶的卵為橙黃色、呈球形，表面光滑，雌蝶會找尋寄主植物產卵，圖為產在港口馬兜鈴葉上的卵。

攝影／游依靜



黃裳鳳蝶的幼蟲一孵化便會將卵殼吃掉，一方面避免天敵追蹤，同時也補充營養。圖為幼蟲正在取食卵殼。

攝影／游依靜



剛孵化的一齡幼蟲身上具有刺狀的細毛，喜食嫩葉。

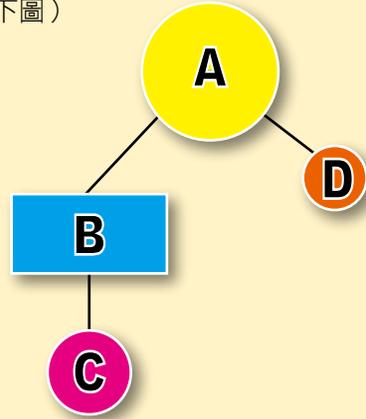


三齡的幼蟲身上的刺狀細毛已轉變為肉突。



黃裳鳳蝶喜吸食繖型花序的蜜源植物，顏色以紅色及白色花為其所偏好。在野外尤其喜歡海欖果、海州常山、火筒樹及龍船花，下圖為龍船花。 攝影／陳志雄

最古老的haplotype型，這也證實了先前所提出的假設，亦即母族群來自墾丁及滿州。（如下圖）



黃裳鳳蝶各地樣本以TCS1.13套裝軟體跑1000 replicates所得haplotype之間關係圖。

本實驗室在農委會保育課的支持下，自2003年開始在各地採集黃裳鳳蝶樣本，應用上述方法分析的結果發現，有最多haplotype的區域是滿州鄉，表示此區可能是多樣性最高的區域，乃黃裳鳳蝶母族群分布地；而且南部的haplotype雖具有較多的變異，但也僅分析出4個haplotype，各地的變異皆偏低。而就haplotype之間的關係來看，根據coalescent theory所得的樹形，可知haplotype B是

不僅如此，黃裳鳳蝶遺傳變異度的分析成果，也給我們了另一個訊息，除了南部族群是黃裳鳳蝶主要的起源地以外，各地的族群都是經過瓶頸效應再擴散出去的；這可從各地的haplotype都源自於滿州、且各地的基因歧異度都很低而證實。但矛盾的是，從



AFLP數據分析結果，卻發現某些地方的基因流通相當頻繁。若以此結果對照各地蝴蝶園的分布地點，不難發現的是，這些蝴蝶生態園的成長，其實是目前黃裳鳳蝶數量大幅增加的重要因素；但就長遠的族群發展來看，這種做法對黃裳鳳蝶族群的未來到底是不是正確的方向，若從保育遺傳的觀點來剖析，可以給我們一些答案。

近親交配與遺傳多樣性的降低

蝴蝶園會繁殖展示用的蝴蝶個體，為了不斷有個體產生，最常見的，便是利用同一時期孵化的個體進行下一代的繁殖。但如果親代的配對數不足，就會產生近親交配的情形；同樣的，分布局限的小族群也會有近交的情形發生。而近親交配會造成遺傳多樣性的喪失、進而導致族群滅絕。在芬蘭的豹紋蝶 *Glanville fritillaria* (*Melitaea cinxia*) 已可看到直接的證據 (Akçakaya, 2000)。

經由粒線體DNA的分析，發現台灣的黃裳鳳蝶族群的遺傳多樣性已偏低，雖然目前的數量仍多，但基因的僵化及遺傳多樣性的消失，仍有可能使黃裳鳳蝶面臨滅絕的危機，因為現今的族群皆來自於南部的族群，而由於蝴蝶園介入了黃裳鳳蝶的繁殖，使得各地的族群便如同在小族群間近親繁殖一般。雖然產生了多數的個體，但其基因的歧異度是偏低的，很容易就會產生適應性、存活率及繁殖力降低的風險。從近期各地蝴蝶園中黃裳鳳蝶頗易遭受真菌及病毒感染而大量死亡，就可得到驗證。因此，如何透過現有的遺傳資訊，來管理目前的野外族群，便是本種未來的保育重點。



黃裳鳳蝶的四齡幼蟲，第3~4腹節有一條斜白帶。



黃裳鳳蝶的五齡幼蟲，此時的食葉量大增，比四齡幼蟲高出5.34倍左右。



黃裳鳳蝶於化蛹前會形成前蛹，且時間長達三日，此時為其最脆弱之時。若遇干擾而無法將固定套在前胸的位置上，便會化蛹失敗。 攝影／游依靜



黃裳鳳蝶的蛹呈淺黃褐色，腹面有大面積黃色區，在自然環境下呈現如枯葉一般的保護色。 攝影／游依靜



攝影／吳怡欣

遺傳多樣性的降低，會讓族群對環境變動的抵抗力降低，個體易受到病菌的感染而死亡。圖為受真菌感染的黃裳鳳蝶蛹。

結語

由上述資料顯示，墾丁國家公園及滿州這兩個地區的族群，將是未來保育的重點，因為這兩地是台灣其他族群維持遺傳多樣性的根源；而各地區族群及蝴蝶園周邊的管理，也是維繫本種在台灣能否永續存活的重要關鍵。

在瞭解各地區的遺傳組成之後，如何維持各地族群的遺傳多樣性，也是未來的重要工作；另外，如何避免族群間因近親交配而導致個體適應性不良或繁殖力降低，以及加強各地的族群遺傳多樣性監測，應是黃裳鳳蝶未來保育工作的重點。

延伸閱讀

- 山中正夫。1971。台灣產蝶類の分布 (1)。日本鱗翅學會特別報告(5)：115—191。
- 山中正夫。1972。台灣產蝶類の分布 (2)。蝶と蛾23(suppl.1)：1—48。
- 山中正夫。1973。台灣產蝶類の分布 (3)。蝶と蛾23(suppl.2)：1—31。
- 山中正夫。1974。台灣產蝶類の分布 (4)。蝶と蛾25(suppl.1)：1—60。
- 山中正夫。1975。台灣產蝶類の分布 (5)。蝶と蛾26(suppl.1)：1—100。
- 山中正夫。1980。台灣產蝶類の分布 (6)。蝶と蛾30(suppl.1)：1—143。
- Akçakaya, H.R. 2000. Population viability analyses with demographically and spatially structured models. *Ecological Bulletins* 48:23-38.
- Caterino, M.S. and F.A.H. Sperling. 1999. *Papilio* phylogeny based on mitochondrial COI and COII genes. *Molecular Phylogenetics and Evolution*. 11: 122-137
- Collins, N.M. and Morris, M.G., 1985. *Threatened Swallowtail Butterflies of the World. The IUCN Red Data Book*. IUCN, Gland, Switzerland and Cambridge, UK.
- Haugum, J., and A. M. Low. 1985. A Monograph of the Birdwing Butterflies. Vol.2, The genera *Trogonoptera*, *Ripponia* & *Troides*. E. J. Brill and Scandinavian Science. Press Ltd. 355 pp.
- Rohlf, F. James. 2000. NTSYSpc: numerical taxonomy and multivariate analysis system version 2.1. Applied Biostatistics Inc., New York.
- Yang, P. S. 1988. Survey on the commercial utilization of insect resource in Taiwan (1): Review on the insect conservation. *Ecological Study No. 001* (1988). Council of Agriculture, Executive Yuan, R.O.C., Taipei, 27 pp+4pls.(in Chinese)
- Yang, P. S. 1998. Development of insect conservation study in Taiwan and guide to endangered and rare insects. *Bulletin of Taipei Zoo* 10:57-78.(in Chinese)
- Yen, S. H. and P. S. Yang. 2001. Illustrated identification guide to insects protected by the CITES and wildlife conservation law of Taiwan, R.O.C. Council of Agriculture, Executive Yuan, R.O.C., Taipei, 179 pp.



楊平世

國立台灣大學昆蟲研究所昆蟲保育研究室

楊平世教授喜好大自然，一生與昆蟲為伍，在台灣大學昆蟲系任教期間，成立了以昆蟲保育為研究主題的研究室，帶領對昆蟲生態保育學有專精的團隊，致力於台灣的昆蟲保育工作。早期主要的研究工作，以調查各國家公園及保護區的昆蟲資源為主，因此訓練出一批台灣昆蟲分類的高手，包括蝴蝶、甲蟲、水棲昆蟲等，這也為台灣的昆蟲資源調查奠定了基礎。近年來更推動台灣蝴蝶遷移研究、昆蟲生態園應用及昆蟲資源開發，包含紫斑蝶及青斑蝶的標放、螢火蟲資源調查、水棲昆蟲做為指標生物的應用，以及外來種昆蟲利用之風險評估和台灣珍稀及瀕危種昆蟲現況調查及保育研究等。楊教授目前亦擔任台灣動植物防檢疫發展協會理事長，並曾任中華（台灣）昆蟲學會理事長、中華民國自然生態保育協會理事長（現為榮譽理事長）、台大生物資源暨農學院院長，以及國家紅火蟻防治中心主任。楊教授為推動台灣的自然生態保育及台灣農業現代化而努力，在生農學院任職期間更致力於生農學院轉型，頗受肯定。

主要研究範圍包括：

1. 水棲昆蟲生態學：水棲昆蟲資源及生態研究、水棲昆蟲指標生物研究及水棲甲蟲分類學。
2. 昆蟲與自然保育：台灣珍稀及瀕危種昆蟲現況調查及研究，昆蟲在生態系中之角色及其與其他動物間之關係。
3. 台灣蝶類資源與保育：台灣蝶類資源調查、珍稀蝶種保育研究及特殊蝶類棲地保護。
4. 民族昆蟲：探討人類對昆蟲之利用及昆蟲在人類生活中的角色。

吳怡欣

台北市立動物園動物組助理研究員

大學畢業就進入動物園工作，目前擔任昆蟲館的負責人，每天的工作便是與昆蟲為伍，思考著如何將有人愛有人怕的昆蟲，轉變成環境教育的教材、以推動生物多樣性保育教育的工作。除了昆蟲館的相關管理工作外，早在蝴蝶館改建成昆蟲館之前，就開始跟隨陳建志老師進行蝴蝶養殖。同時，自大學時代起就已隨楊平世教授進行蝴蝶的相關研究。研究所時以紅紋鳳蝶與大紅紋鳳蝶之生物學研究為題，開始進入蝴蝶生態與生理的領域；目前則專注於黃裳鳳蝶的保育生物學，與楊教授共同進行台灣黃裳鳳蝶的研究保育工作。



台灣 **溪哥** 種類知多少
放流族群源自哪
——DNA驗明正身

撰文／馬國欽·于宏燦

攝影／馬國欽

淡

水魚是河川生態系中最重要之資源之一，不但是蛋白質的來源、遊憩垂釣的對象，也是一條河川「健康」與否的生物指標。因此，在積極推動溪流保育工作的今日，淡水魚類基礎資料的收集與調查更顯重要。

物種遺傳多樣性的研究，可以提供保育生物學與演化生物學所需的遺傳資訊。然而，目前國內淡水魚類的保育工作甚少將族群的遺傳資訊納入考量；恣意的放流行為，可能對原本已存在的天然族群造成遺傳結構上的影響，因而喪失原先進行保育的意義。

利用分子遺傳標記（也就是DNA上獨特的演化訊息），對物種的遺傳背景進行

「身家調查」，將有助了解族群間的遺傳結構及分化程度，其結果除可做為分類依據，也可提供相關單位在訂定保育單位及實施保育政策時所需資訊。

台灣溪哥有幾種？

溪哥，又名苦槽仔、闊嘴郎或是紅貓，在分類上屬鯉科（Cyprinidae），鱧屬（*Zacco*）魚類，是台灣溪流中常見的淡水魚，也是溪釣活動時最主要的漁獲對象。雖然有著「溪流一哥」的封號，但近年來河川的汙染與人為的破壞，已導致溪哥魚族群數量嚴重銳減，許多地區的族群甚至已經完全消失，因此，溪哥魚類已成為目前國內淡水

BOX 1 台灣四型溪哥的辨識要點



粗首鱧A1型



粗首鱧A2型



粗首鱧L1型



粗首鱧L2型

- 1a. 鼻頭有一橙色斑點，體被藍綠色不規則條紋（雌魚花紋不明顯）；成熟雄魚眼下緣，有4到5個相連成山脊狀的追星（雌魚沒有追星）..... L2型
- 1a. 鼻頭沒有橙色斑點，體被≥10條藍色橫紋（雌魚花紋不明顯）；成熟雄魚臉頰部追星分離、不相連（但雌魚沒有追星）..... 2
- 2a. 尾柄末端有一藍色橫紋，身體鱗片中大；雄魚胸鰭大，胸鰭末端可達或超過腹鰭起點..... L1型
- 2b. 尾柄末端無任何橫紋，身體鱗片小；雄魚胸鰭小，胸鰭末端未達腹鰭起點..... 3
- 3a. 背鰭前鱗數目約20-25，側線鱗數約49-56，上顎骨一般較長（約為標準體長的9.0-15.7%），頭部一般較大（約為標準體長的21.7-31.7%）；成熟雄魚臀鰭可延伸至或超過尾柄基部..... A1型
- 3b. 背鰭前鱗數目約17-19，側線鱗數約38-48，上顎骨一般較短（約為標準體長的7.7-9.5%），頭部一般較小（約為標準體長的19.8-24.7%）；除少數個體，成熟雄魚臀鰭不達尾柄基部..... A2型

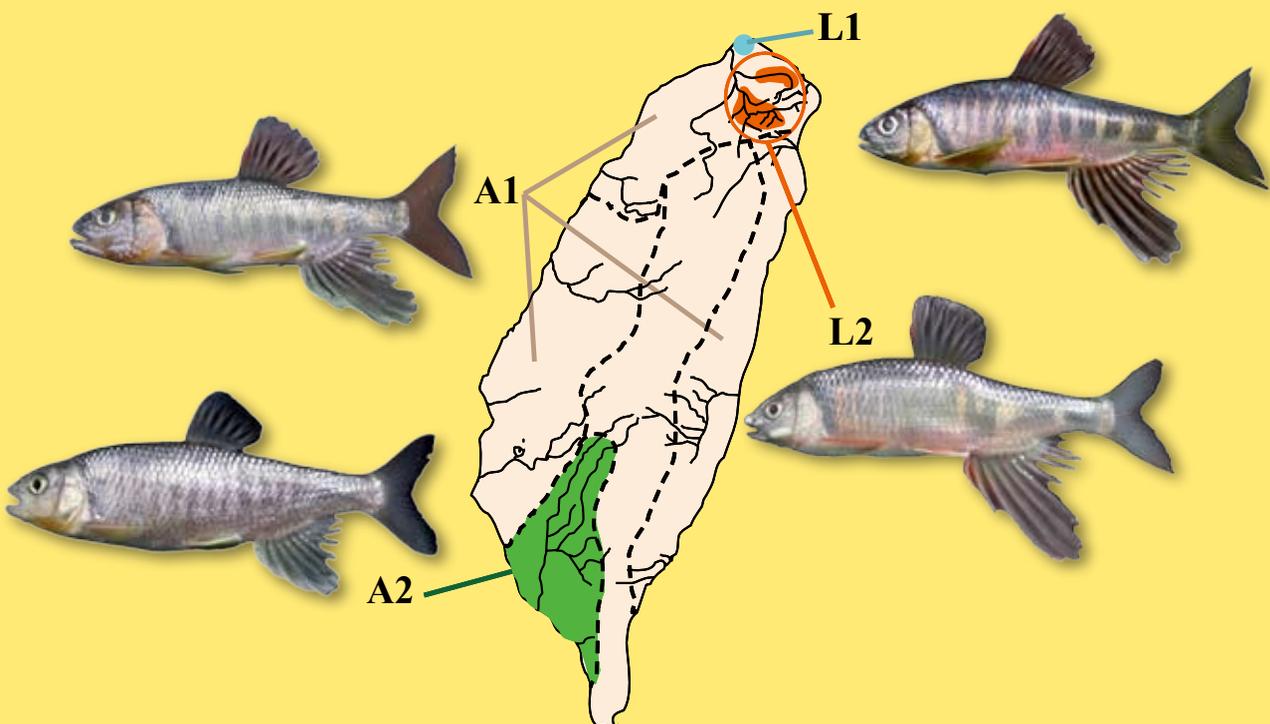
魚保育工作的重要對象之一。

在台灣，過去認為有兩個物種分布：粗首鱨 (*Zacco pachycephalus*) 與平領鱨 (*Z. platycephalus*)。粗首鱨為台灣特有種，原來分布在台灣西部的溪流河川，但近年來，東部河川中也有人為放流的族群出現。平領鱨為東亞廣布種（包括日本、韓國、中國大陸及台灣），但在台灣地區，平領鱨的分布只局限在北部溪流。然而，不論是台灣的粗首鱨或平領鱨，其種內個體間的形態變異都相當大，且不同形態型的



溪釣是許多人喜愛的休閒活動，溪哥常是溪釣的主要漁獲。攝影／左承偉

BOX 2 (A1, A2, L1 及 L2) 的地理分布



A1型：分布於高屏溪以北的西部及北部河川，而東部人為放流族群也屬此型。

A2型：只分布於高屏溪及高屏溪以南的河川。

L1型：分布於苗栗以北的河川。

L2型：只在淡水河流域的兩支流—新店溪及基隆河發現。

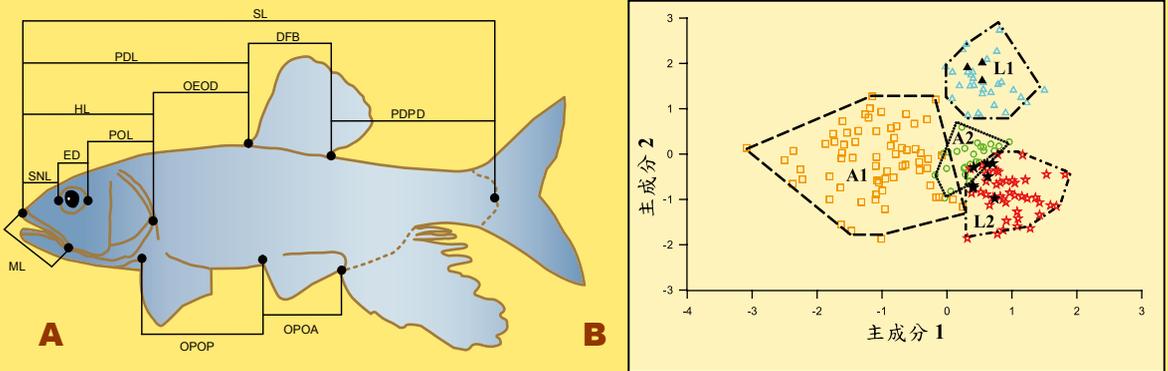
個體常有共域的情形，因此，在分類上常有爭議發生。

「驗明正身」是生物分類學的主要工作，也是所有生物多樣性利用與保育研究的基礎。溪哥魚類需要保育，但保育的對象必須明確，而且要有演化上的意義。利用分子遺傳標記釐清不同形態型溪哥之間的親緣關係，提供訂定保育單位時的一項明確依據。在初步的外形辨識上，我們可將台灣的溪哥區分為四個主要的形態型：A1、A2、L1及L2，以測量形值方式進行分析時，也同樣支持這四型溪哥的存在（BOX 3）；其中，A1及A2過去都被認為是粗首鱨，而L1及L2則都被視為是平頷鱨。利用分子遺傳標記分

析這四型溪哥間的親緣關係，發現他們在分子層次上也都具有明顯的遺傳分化（BOX 4），因此，確認台灣具有四種在遺傳上有明顯差異的形態型溪哥。

由於A1、L1及L2型溪哥同時棲息在北台灣的部分溪流，而其雜交的個體卻很少或沒有被記錄到，因此，A1、L1及L2型溪哥間可能具有某些形式的生殖隔離，所以，三者應被視為不同物種。A2型溪哥只在高屏溪及高屏溪以南的溪流被發現，與其他三型溪哥的地理分布並無重疊，因此，在自然情況下並無雜交的情形發生，依照其遺傳分化的程度，A2型溪哥應該也被視為一個獨立的物種。因此，台灣目前應有四種溪哥的存

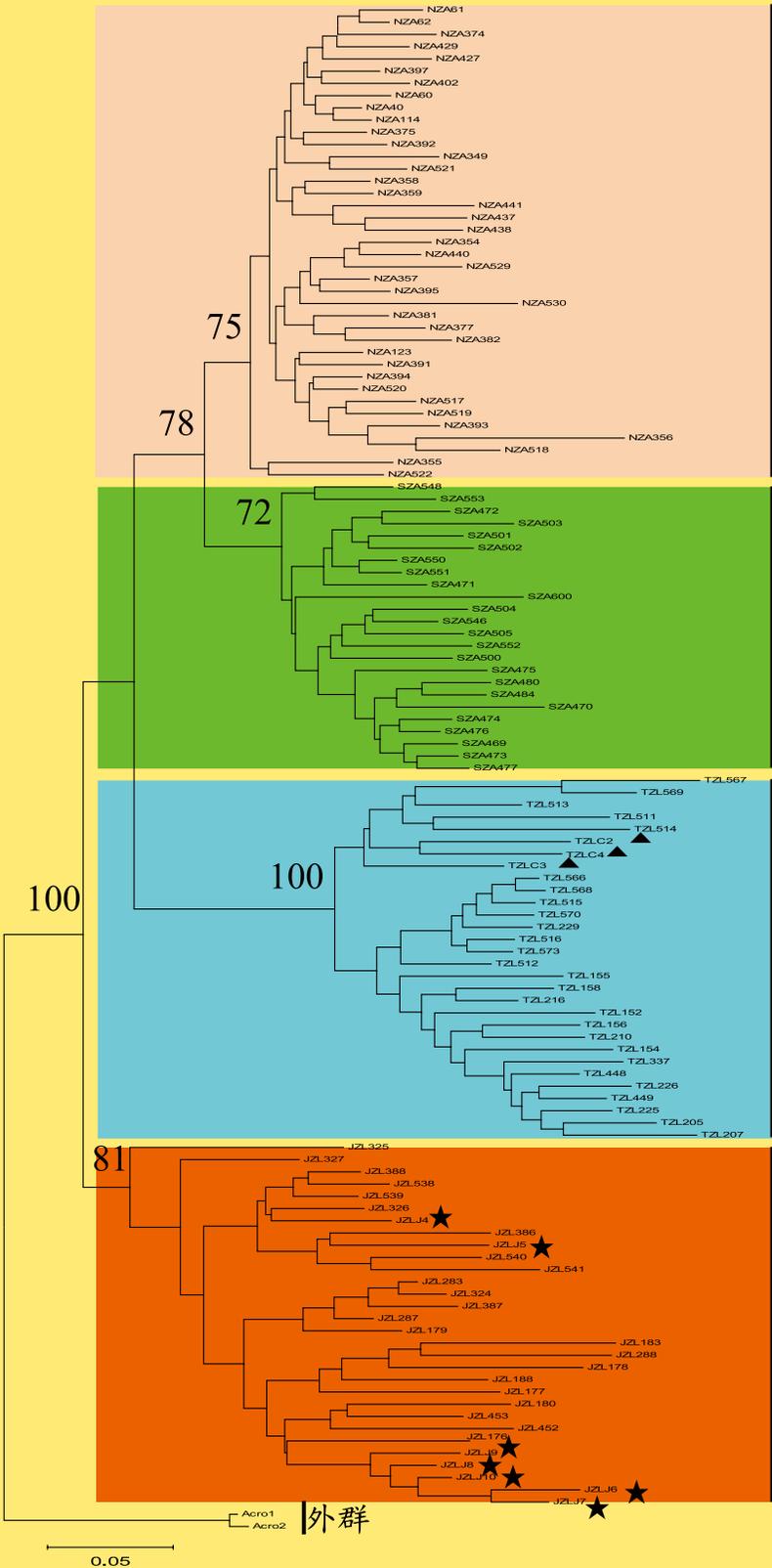
BOX 3 台灣各形態型溪哥外部形質分析



圖A. 12個用於溪哥外部形值分析的特徵。SL—標準體長；PDL—背鰭前長；DFB—背鰭基底長；HL—頭長；OEOD—腮蓋後緣至背鰭前長；PDPD—背鰭後端至尾柄後緣長；SNL—吻長；ED—眼徑長；POL—鰓蓋後長；ML—上顎骨長；OPOP—胸鰭起點至腹鰭起點長；OPOA—腹鰭起點至臀鰭起點長。

圖B. 利用上述12個外部形值，針對175隻溪哥個體（包括形態型A1, A2, L1及L2）所進行的主成分分析（principal component analysis; 簡稱PCA）。台灣四型溪哥分別以不同顏色符號表示：A1—黃色；A2—綠色；L1—藍色；L2—紅色。而個體採自台灣地區以外者，則以黑色實心符號標示：“▲”表示個體採自中國大陸，“★”表示個體採自日本。結果顯示，四型溪哥在形態上具有明顯差異。不過，A1型溪哥個體間的形態變異明顯較其他3型溪哥為高（由圖中可見A1型個體在主成分1及2上的分布較廣）。此外，中國大陸與台灣所採的L1型溪哥在形態上並無明顯差異；而日本採的L2型也與台灣的L2型溪哥形態相近。

BOX 4 台灣各形態型溪哥間的分子親緣關係



此圖建構方式是取自123隻溪哥個體（包括形態型A1, A2, L1及L2），利用194個擴增片段長度多型性（Amplified fragment length polymorphisms, 簡稱AFLPs）遺傳標記所建構之親緣關係樹。樹枝分岔點之數字表示經電腦將樣本重新取樣後，所計算出支持分岔點後個體可視為同一群的信賴百分比：數字越大，越支持分群結果（在此只顯示支持度大於70%的分支）。個體採自台灣地區以外者，以不同符號標示之：“▲”表示個體採自中國大陸，而“★”表示個體採自日本。結果顯示，四種形態型溪哥在親緣關係樹中分別被歸類到不同群，因此，證實四型溪哥除了形態上的差異外，在分子層次上已產生明顯的遺傳分化。支持台灣有四種溪哥的存在。此外，中國大陸與台灣所產的L1型溪哥在遺傳上並無明顯的地理分化；而日本產的L2型溪哥也可與台灣的L2型溪哥視為同一物種。

A1型

A2型

L1型

L2型



由於淡水魚族群減少，地方政府或民間機構常會舉辦溪流魚類的保育放流活動。但放流可以與保育劃上等號嗎？
攝影／左承偉

在，而非原先認為的兩種。經由形態特徵的比對，我們認為，A1型溪哥為真正的粗首鱧（*Zacco pachycephalus* Günther 1986），A2型為一尚未發表的新種，L1型可能是過去一直被誤認為平頷鱧同種異名的長鰭鱧（*Z. evolans* Jordan & Evermann 1902），而L2型則是真正的平頷鱧（*Z. platypus* Temminck & Schlegel 1846）。

東部溪哥哪裡來？

由於溪哥在台灣是主要的垂釣魚種，因此，人為放流情形相當嚴重。過去雖然有許多文獻表示，東部的粗首鱧族群是人為放流

BOX 5 台灣各形態型溪哥外部形質分析

		東部放流族群			
		秀姑巒溪	利嘉溪	知本溪	太麻里溪
西部自然族群	蘭陽溪	2	1	1	
	淡水河	13	1	1	
	後龍溪	2			
	大肚溪	5	10	10	10
	朴子溪				2
	曾文溪				
	高屏溪				
	枋山溪				

此方法是利用電腦程式運算，推估東部溪哥（即放流族群）所含有的微隨體基因型最有可能來自西部的哪些溪流（即自然族群）。阿拉伯數字表示溪哥個體數。結果顯示，東部溪流（秀姑巒溪，利嘉溪，知本溪及太麻里溪）所放流的溪哥族群皆為粗首鱧 *Zacco pachycephalus*（即A1型）。而可能來源族群則包括了北部溪流（蘭陽溪及淡水河）及中部溪流（後龍溪，大肚溪及朴子溪），推測東部的溪哥族群可能為多次且不同來源地的放流結果。

的結果，但卻都沒有直接證據能夠證實，東部的溪哥到底來自何方？是一次還是多次放流的結果？尤其是研究中發現原本認為的「粗首鱺」，事實上包含兩個物種（即A1及A2型），是否東部的溪哥族群會因同時引入A1及A2型溪哥、而產生雜交？這也成為保育、生態及演化生物學上所共同關心的課題。

在利用可辨識個體層級的微隨體（microsatellite）DNA為遺傳標記，發現台灣西部每條溪流中的溪哥族群都有其特殊的遺傳特徵，因此，利用此遺傳特徵，可將東部所採獲的溪哥個體歸類到西部族群。分析結果顯示，所有的東部個體都屬於A1型（即真正的粗首鱺），並沒有A2型溪哥參雜在其中。不過，東部個體的基因型來源包含了北部與中部的溪流（BOX 5），因此，推測東部的溪哥族群可能為不同來源地的多次放流結果。

日本溪哥來自日本？

L1與L2型溪哥雖然在過去一直都被認



溪哥是台灣溪流中常見的淡水魚類，但近年來河川的汙染與人為的破壞，已導致溪哥魚族群數量嚴重銳減。攝影／左承偉

為是「平領鱺」，但實際上，兩者是完全不同的物種。其中，L1型溪哥的外形特徵因符合過去文獻中所描述的「台灣平領鱺」，所以被認為是台灣本土種。但是，關於L2型溪哥（也就是真正的平領鱺 *Z. platypus*）在台灣的起源卻頗受爭議；一來缺乏過去文獻的記錄，且坊間釣魚人士對於這種形態型溪哥

（釣魚人稱為「日本溪哥」）存在的印象只有10~20年的時間，再加上L2在台灣的分布只局限在新店溪及基隆河，有人便推論L2型溪哥可能是在1980年代，伴隨日本香魚魚苗從日本琵琶湖不小心被引入台灣的淡水河流域（當時引入日本香

溪哥生活的水域寧靜而平和，也難怪溪釣會是許多人喜愛的休閒活動。此為屏東的採樣地點。





魚是為了重新復育已經滅絕的台灣香魚。然而，L2型

成對的L1型溪哥，上為雄魚，下為雌魚。
攝影／左承偉

溪哥當然也有可能是台灣本土種，而以前沒被描述，只是因為

其分布太過狹窄，而沒被發現。由於L2型溪哥為台灣本土種還是外來種，關係到這個物種在台灣的保育政策，因此，研究L2型溪哥的起源就顯得特別重要。

在比對了台灣與日本不同地區L2型溪哥的粒線體DNA基因型後發現，台灣與日本琵琶湖的L2型溪哥具有許多相同或是差異相當少的基因型（BOX 4），而且，分析台灣與日本琵琶湖族群間的遺傳差異，發現

其值比日本本地不同族群間的差異還小，因此，台灣與日本琵琶湖的L2型溪哥可視為同一族群，同時也支持了台灣的「日本溪哥」（即L2型）是近期才自日本琵琶湖引入台灣的說法。

台灣溪哥的遺傳保育

「遺傳保育，保育遺傳」——利用分子遺傳研究成果來推動物種保育工作，而後藉由保育工作來維護物種遺傳多樣性，已成為現代保育生物學的重點工作之一。在這項研究中，我們利用分子遺傳技術確認了：

- 1.台灣具有四種溪哥（A1, A2, L1及L2），而非原先認為的兩種；
- 2.其中，L2型溪哥為外來種，其來源可能為日本琵琶湖；
- 3.台灣東部人為放流的溪哥種類為A1型，其

為進行溪哥的採樣工作，研究人員踏遍全省的淡水溪流。圖為屏東。



族群來自西部多條河川。

因此，就保育上而言，我們應將重點放在A1, A2及L1型溪哥上，在管理上，應考慮其遺傳組成的獨特性與多樣性，而非只是單純的放流人工養殖魚苗。此外，我們也應避免人為放流族群的持續擴散：最近已有研究指出，東部放流的溪哥族群已經影響到當地其他淡水魚類的生存（如菊池氏細鯽）；而L1型溪哥在新店溪與基隆河的族群量逐年下降則可能與L2型溪哥的引入有關。

當然，遺傳多樣性研究所告訴我們的絕對不僅僅是如此而已，還有許多關於族群乃至演化的有趣課題也都可以透過遺傳多樣性的研究來回答。不過，最重要的是「遺傳多樣性研究需要你的支持，同時也需要你的參與！！」

推薦讀物

- G-C Ma, W Watanabe, H-S Tsao, H-T Yu. (2006). Mitochondrial phylogeny reveals the artificial introduction of the pale chub *Zacco platypus* (Cyprinidae) in Taiwan. Ichthyological Research. (in press; DOI 10.1007/s10228-006-0353-3).
- G-C Ma, H-S Tsao, H-P Lu, H-T Yu. (2006). AFLPs congruent with morphological differentiation of Asian common minnow *Zacco* (Pisces: Cyprinidae) in Taiwan. Zoologica Scripta 35: 341-351.
- M-T Huang, H-S Tsao, H-T Yu. (2003). Isolation and cross-species amplification of microsatellite loci in the freshwater minnow *Zacco pachycephalus* (Teleostei :



通往淡水河流源頭的小路，路況往往不佳，即使底盤較高的休旅車，也難免遇到到難以克服的路況。為了採樣，休旅車不慎陷入水溝。

Cyprinidae) for diversity and conservation genetic analysis. Molecular Ecology Notes 3: 567-569.

- H Y Wang, M P Tsai, M J Yu, S C Lee. (1999). Influence of glaciation on divergence patterns of the endemic minnow, *Zacco pachycephalus*, in Taiwan. Molecular Ecology 8: 1879-1888.
- H Y Wang, S C Lee, M J Yu. (1997). Genetic evidence to clarify the systematic status of the genera *Zacco* and *Candidia* (Cypriniformes: Cyprinidae). Zoological Studies 36: 170-177.

陳義雄、張詠青。(2005)。台灣淡水魚類原色圖鑑·第壹卷 鯉形目。水產出版社。

黃美慈、曹先紹、于宏燦。(2004)。以微體DNA研究粗首鱧(*Zacco pachycephalus*)的保育遺傳。特有生物研究6：17-27。

于宏燦

國立台灣大學動物學研究所教授兼所長

專長為遺傳、族群遺傳、分子演化、保育生物及比較基因體學。自美國美國加州大學柏克萊分校博士回國後，雖然是以研究小家鼠的族群遺傳與分子演化著稱，但實際上，于老師實驗室的研究內容，可以說是包羅萬象，名副其實具備了「生物多樣性」；從原核生物的生物相研究（如斷層內、溫泉裡或是人體及動物腸胃道中的細菌相探討）到真核生物的遺傳組成分析（如草蝦的基因體結構解碼、淡水魚的系統分類與生物地理、兩棲類的護卵、育幼行為及哺乳動物的染色體核型與毛色基因分析），均涵蓋在其研究範疇內。而這或許也正說明著于老師對「生物多樣性」研究的喜愛與熱忱。

于老師對學生知識的養成也十分重視；除了要求學生自我充實外，也極力鼓勵學生出國學習，一方面增廣見識，一方面也可以訓練膽識。于老師所展現出來的親和力，讓他跟學生的關係「亦師亦友」；于老師不定期邀約的午餐會、下午茶，更讓學生與老師間有良好的溝通機會。對於新進學生，于老師所注重的並不在於其對實驗操作的熟稔程度，而是其對實驗的研究態度，因此，進入于老師實驗室的學生，往往都是滿懷研究熱忱的熱血青年。



兩個「混水摸魚」的男人

馬國欽

彰化基督教醫院醫學遺傳中心博士後研究員

國立台灣大學動物學研究所博士，專長為遺傳，族群遺傳，分子演化，分子生物及魚類學，人稱小馬博士，是今年剛從于宏燦老師實驗室畢業的「社會新鮮人」。從小就喜歡動物的他，家裡總是飼養著各式各樣的小動物：猴子、老鷹、烏龜、兔子、老鼠、小狗、蜥蜴、蛇…。其中，淡水魚是他特別喜愛的動物之一，而垂釣更是他最大的興趣；每逢假日，總是看著他揹著釣竿穿梭在山林野溪間，台灣大大小小的溪流，大概一半以上都曾有过他的足跡。五年前和于老師的會面，讓他體認到研究工作對於台灣野生動物保育的重要性，因此，開始投身入台灣淡水魚的保育遺傳工作裡。對於小馬博士而言，研究淡水魚可說是學業與興趣的結合。而本篇文章內容便是小馬博士部分論文的研究成果。



台灣山椒魚

的基因變異及種化

撰文／賴俊祥・呂光洋

攝影／賴俊祥

物種與分布

山椒魚又名小鯢，屬於兩生綱有尾目小鯢科，牠們是台灣唯一的有尾兩生類群。分布在海拔1300至3600公尺山區，棲息於森林底層或高山草原的潮溼環境。世界上小鯢主要的分布地點在溫帶及寒帶，由於台灣的高山地形保有寒溫帶的氣候，使亞熱帶的台灣也有山椒魚，也因此台灣是此類動物分布的南限。

台灣有多少種山椒魚？

台灣是山椒魚分布的最南限，在有尾兩生類生物地理學上是非常重要的環。早期日本學者在標本有限的狀況上，對牠們的分類（種類數）有很大的爭議。由於種類數界

定不清，使得保育標的變得模糊，因此保育山椒魚最先需要解決的，就是分類的問題。

本研究室沿著台灣各大山系搜羅了全台灣各地的山椒魚後，發現台灣各地的山椒魚形形色色，有極大的變異，依據日本人所提出的分類特徵，發現要辨認這些山椒魚的種類並不如想像中容易。牠們在主要分類特徵上隨著海拔呈連續變異的現象，但體色卻截然不同。因此依據分類特徵，本研究室認為台灣僅有一種山椒魚，而考量到體色的不同及分布的地點，再將牠們分為四種體色型——阿里山型、能高型、南湖型及觀霧型，其中能高型尚有 I 及 II 二種亞型。

隨著研究遺傳多樣性的工具愈來愈普及，使得由形態特徵產生的分類爭議問題能夠有全新不同的面相。這些寫在生物體基因

山椒魚的成體。眼睛長在頭的前上方，頭側有明顯的喉囊，軀幹側面有明顯的肋間溝。





不論哪一種山椒魚，幼體都是全黑的，只是有些個體身上會有細白斑。

上的演化歷史，說明了兩兩之間分歧的程度及概略分歧的年代。因此山椒魚遺傳多樣性的研究，首先就是要解決分類上的問題。

在台灣各主要山區進行採樣後，再將遺傳資料加以分析，發現不同體色型之間的差異明顯地已達到種的位階，因此台灣山椒魚一共有五個種類。至於這五個種類的命名方面，則需要先比對歷史上的山椒魚名字，依據採集的地點來比對，阿里山型應該是阿里山山椒魚；能高 I 型為楚南氏山椒魚；能高 II 型則是台灣山椒魚。另二種型則是新種。

遺傳多樣性的資料也告訴我們，能高 I 型及 II 型不是關係最近的二種，這說明了形態分類上有時會出現的誤判。牠們是不同的種，但會共同出現在同一個地點。



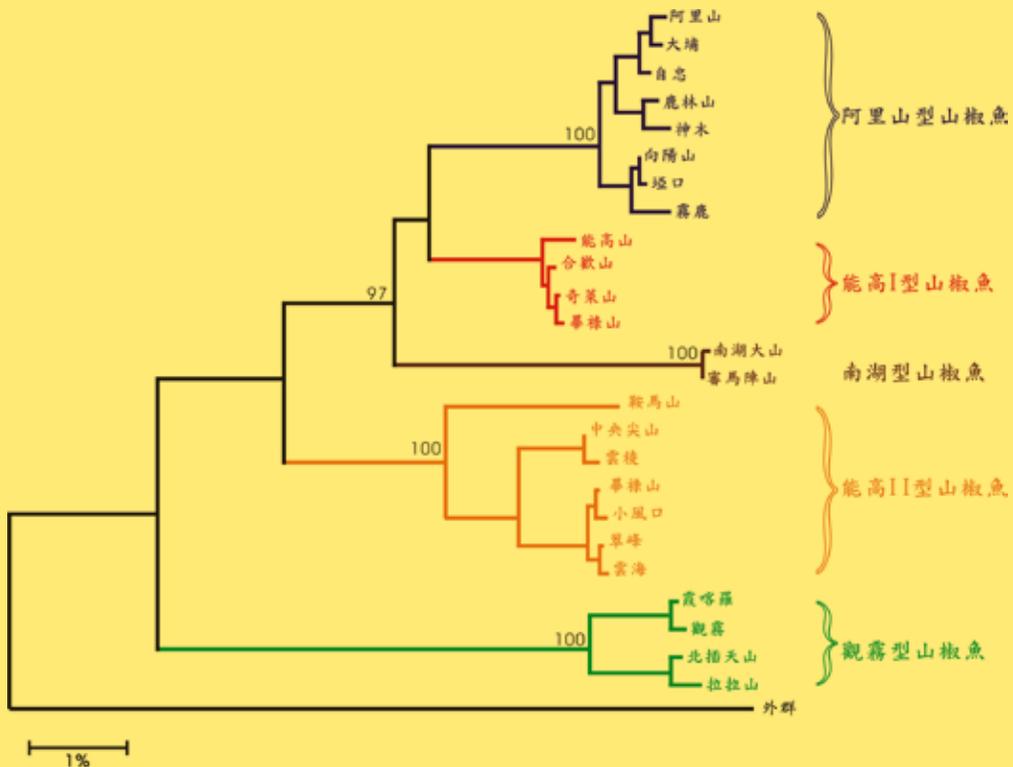
山椒魚的卵是包在膠質囊中的，每一個囊裡面約有八至十粒的卵。膠質囊外形為螺旋狀，其一端懸空，一端黏附在水中石頭的底面。台灣的山椒魚產卵數每次僅產約30粒。



阿里山型山椒魚，身體背面一致褐色，其上可見細小黃色腺性斑，尾部通常較身體色彩略淡或暗。分布在中央山脈南段從丹大山至北大武山、玉山山脈及阿里山山脈。

BOX 1 由DNA序列差異分辨不同體色型的山椒魚

要 分辨不同體色型的山椒魚是否已是不同的種，可以比較不同體色型間序列差異有多少百分比。在有尾兩生類中，序列差異數達3%以上者皆可視為不同種。下圖中不同體色型之間差異已達到種的標準。此外，同一個種需為源自同一個祖先，由親緣分析可見，同體色型的族群都在同一分枝上，並且有很高的統計支持度(>95)。因此不同的體色型為不同的種。





能高型山椒魚，體色褐色，其上有大小不一的斑點。在能高 I 亞型（左）斑點為白色，在能高 II 亞型（右）斑點為黃褐色，能高型分布在中央山脈中北段，有些地點可同時發現二種亞型並存。

冰河子遺生物

地質歷史上的冰河時期時，台灣海峽水位下降，因此形成了陸橋，而生物利用這個機會遷徙到台灣，然後留在台灣，這就是冰

河子遺生物。這類生物有個特徵，就是關係較近的種類都分布在溫帶地區。

山椒魚在世界的分布上符合這樣的特徵，但遺傳的訊息是否也反應出這樣的歷史呢？要瞭解台灣的山椒魚來源，必需與其他

南湖型山椒魚，身體黃褐色，密布深褐色蠕蟲狀斑紋，體型較大，一般全長在12公分以上，分布在中央山脈北段及雪山山脈。

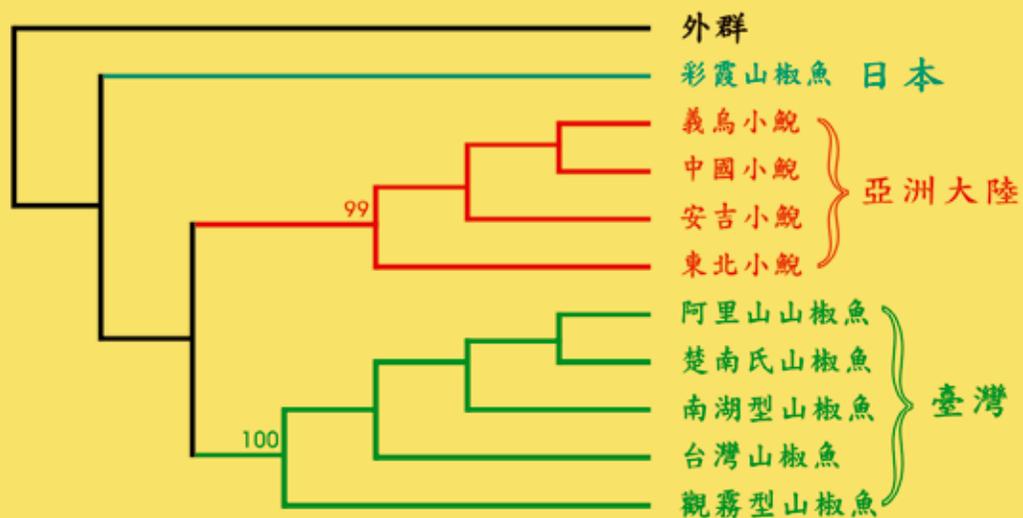




觀霧型山椒魚，成體全身仍是黑色，體側有白點，後腳為四個趾頭，尾巴一般較短壯而略扁。分布在雪山山脈的西北部。

BOX 2 台灣的山椒魚與鄰近地區的同屬種類親緣關係分析

台灣的山椒魚與鄰近地區的同屬種類進行親緣關係分析的結果。這個分析中包括了亞洲大陸上的四種山椒魚(小鯢)及日本的一種，並以同科內其他屬種類作為分析上的外群，建構出這樣的圖譜。圖中可見台灣的五個種類形成一群，且在統計上有高度的支持，表示台灣的山椒魚為單一起源。而與臺灣的種類關係最近的是亞洲大陸者，表示台灣的種類是亞洲大陸遷徙而來。



地區的種類作比較。在取得中國、韓國及日本的小鯢後，重建了牠們之間的親緣關係圖。在親緣關係圖譜中，所有台灣的山椒魚自成一群，和台灣最近的是亞洲大陸的種類，日本的種類另成一類。遺傳上的資料說明了台灣的山椒魚來源：山椒魚為亞洲大陸起源，而台灣的山椒魚是在冰河時期遷徙到台灣的。

這個分析也告訴我們，台灣的山椒魚在歷史上來自於單一祖先。這個祖先抵達台灣後，再擴散到台灣各地。然而由於冰河的退卻，牠們只有往高山移動，最後被隔絕在不同的山頭上，使得基因無法交流，因而慢慢

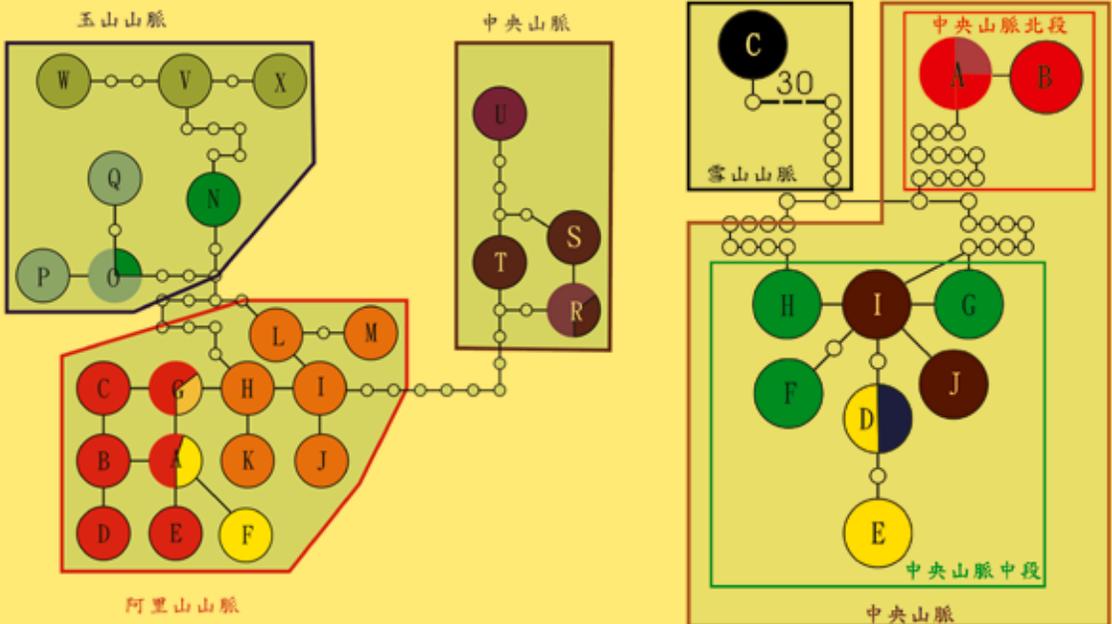
分化，進而形成不同的種。山椒魚這種受到山峰隔離，因而造成種化的現象，可以說是台灣高山最為典型的產物。

高山阻隔

以種為單位進行遺傳多樣性的分析，並進一步評估族群間的基因交流及隔離程度方面。共有的現象有（1）大部分基因型僅出現在一個族群，少數為共有，族群特有基因型很多；（2）同族群的基因型都聚集在一起，表示族群間的差異數大於族群內的差異；（3）同一山脈內的族群差異數有限，山脈間的差異就十分明顯；（4）共有基因

BOX 3 台灣的山椒魚之網狀關聯圖譜

網狀關聯圖譜，字母A~X代表基因型，顏色代表不同族，基因型間差異的數目以圓圈表示，如圖八中A-B間差1個位點，C-I之間則間隔了G,H,I則為3個。



阿里山山椒魚基因型間的網狀關係圖譜

台灣山椒魚的基因型間網狀關係圖譜

型少，表示族群間的基因交流有限。這種高度分化、基因交流不順暢的樣式，說明山椒魚的族群明顯呈現小族群隔離的現象。而不同的山頭及山脈是造成隔離的主因。

小族群的隔離造成族群的差異，其實也可以在體色方面反應出來，同個種類不同的族群也有相同的特色。



保育策略

經由遺傳多樣性的研究，可以歸納出
(1) 台灣有尾兩生動物的遺傳多樣性很高，亟需保育。(2) 山椒魚為冰河時期遷徙到台灣，冰河退卻後，牠們避居高山，因受到高山的隔離而形成不同的種。(3) 小族群隔離的現象在山椒魚仍是非常的明顯。

台灣的山椒魚種化是因台灣特殊的地形所造就，也最能代表台灣的特色。在不同族群間遺傳差異很高，且各族群都有特有的基因型。遺傳多樣性的保育層級應該放在演化顯著單位 (Evolutionary Significant Unit, ESU)，也就是多樣性的獨特性所出現的層級，山椒魚的族群有遺傳上的獨特性，顯示保育標的需以族群為單位。

由於人口與開發的壓力及全球暖化的效應，致使生活在高山的山椒魚族群數量與分布範圍大幅縮減，因此棲地的保育是應該立即進行的。山椒魚棲息在終年不缺水的小溪流，然而這種小溪流因為看似不具重要性，往往在道路工程興建的過程中遭受破壞。因此對高山地區的開發，特別是在溪流附近者，最好能有完善的評估。

以台灣山椒魚為例，在不同的地點，其體色的斑紋比例會呈現極大的差異，或呈細紋狀，或呈大塊斑，或是少量的小斑點。

延伸閱讀

賴俊祥 台灣的冰河子遺生物——山椒魚 動物園雜誌91期

LUE, K.-Y. AND J.-S. LAI. 1997. How many species of hynobiid salamanders in Taiwan? Pp. 87-98. In K.-Y. Lue and T.-S. Chen (Eds.), Proceeding of the Symposium on the Phylogeny, Biogeography, and Conservation of Fauna and Flora of the East Asia Region, National Taiwan Normal University, Taipei, Taiwan.

CHEN, S.-H. AND K.-Y. LUE. 1986. Studies on Taiwanese Hynobiids (I)--preliminary

studies on history, distribution and morphology. Pp. 79-104. In Y.-S. Lin (Ed.), Proceedings for the Symposium on Wildlife Conservation (I): Wildlife in National Parks and Natural Reserves. The Society for Wildlife and Nature, Taipei, Taiwan.

Lai, J.-S. and K.-Y. Lue. TWO NEW HYNOBIUS (CAUDATA: HYNOBIIDAE) SALAMANDERS FROM TAIWAN. *Herpetologica* (Submitted)

高山各地的溪流源頭，在清澈冰涼的溪水旁是山椒魚的家。





賴俊祥

國立師範大學生命科學系博士班

從碩士班以來一直跟隨呂光洋老師從事山椒魚的相關研究。為了研究山椒魚，爬過全台各地不少的高山。在研究的過程中，發現山椒魚在形態及棲地上的多樣性程度非常高，因此也想更進一步地探討遺傳多樣性層次的現象。除此之外，從2002年至今持續在阿里山地區進行阿里山山椒魚族群生態及族群復育方面的研究。



為橙腹樹蛙 闢新路

撰文／周文豪

攝影／周文豪

車麟麟，蛙呱呱

1995年5月23日晚間，知本林道的夜有些潮溼與神秘，總覺得好像有什麼事要發生的樣子。

和許多台灣的林道一樣，知本林道泥濘鬆軟的路面，讓汽車底盤不時擦出唆唆聲。林道崎嶇顛簸，雜草叢生，從已是斷垣殘壁、破損不堪的林務站判斷，這條林道的經營已撤出多時，但沿途仍水管密布，路面上還留下新鮮輪胎痕，推測這是一條車輛忙碌的山路。

車行到10公里處，有幢工寮在前，突然一聲「呱呱—呱呱—嘖嘖嘖」的鳴聲從遠處傳來，聲波很微弱，卻震懾人心，深長地牽動著耳膜，聽神經盪得像跳繩一般，脈衝在大腦獲得的解讀是：類似翡翠樹蛙，但確定不是牠。

心中正在納悶之際，眼前10公尺下的密叢中竟傳出了同樣的鳴聲，似乎在回應遠處的訊息。我們無意的騷擾似乎無礙於那隻樹蛙急切回應的心情，一開口就在夜色中露出了行藏，原來牠就停在我頭頂上約半公尺高的枝上，腹部在燈光下泛出橙紅色光澤，答案立時揭曉。

世界新種，橙腹樹蛙

那是1994年台灣師範大學生物系呂光洋教授和他的學生與助理共同發表的台灣新種「橙腹樹蛙」，*Rhacophorus aurentiventris*。

那一刻，大家都很興奮。我相信，當時全世界曾看過橙腹樹蛙的人恐怕就在二隻手

的指頭數之內。橙腹樹蛙的原發現點在北部山區，能在台灣的另一端發現這麼罕見的物種，更是令人欣喜若狂。

突然間，那隻橙腹樹蛙往前一躍，我無暇後悔未曾將這隻珍貴的蛙兒呵護在手上，燈光趕緊往前一幌，竟看牠停在一隻體型略大的雌蛙旁邊。更沒想到的是，一下子又從



兩旁跳進二隻雄蛙，這下我可更加興奮了，趕緊手到擒來，把牠們放到桶子中。這時，我才明瞭那隻雄蛙為何急於鳴叫，原來不是回應遠處的蛙鳴，而是呼喚眼前的愛侶。

不久，其中的二隻就在桶子中抱在一起了，為了不讓牠們受其他二隻雄蛙的干擾，特別將牠們隔離。那一夜，我輾轉難眠。



第二天早上，掀開桶子，這對原抱得緊緊的愛侶已經分開，桶子中並沒有預期的白色卵泡，我當下決定到台東街上買二個大水桶，然後直奔知本林道，將桶子藏在發現點的樹林底下，確定不會有翻覆之虞後，才抱著一線希望返回台中，預期下趟陣雨能將水桶裝滿，也期待遠處的橙腹樹蛙能找到這二桶水，選擇牠們產下卵泡。

回到科博館，我將四隻標本作了必要的處理，編上號碼、寫下採集地點，成為本館重要的蒐藏品。在泡入福馬林之前，我取下了肌肉作冷凍收藏，後來楊懿如博士把肌肉組織拿去作DNA分析，探討與其他樹蛙的親緣關係。

台灣第一，橙腹蝌蚪

兩個月後一次和關山國小老師及台東師大劉炯錫教授一起探訪的時候，赫然發現知本林道的桶子裡有滿滿的蝌蚪在水裡翻滾。大家的雀躍至今難忘。

「我們是全世界最先發現橙腹樹蛙蝌蚪的一群。」有人這麼說，我也同意。只是，我並未在意那個「第一」，那一刻心中想的，是牠的未來。

觀察後發現，這些蝌蚪平靜時，有時停在水中層、有時停在桶底。牠們雖然在水深盈尺的水桶中長大，卻長著一副怪模樣：身體扁平，頭寬腹窄，雙眼長在背上，尾鰭並不高，外型特徵有些近似樹棲的蝌蚪。

我憶起發現橙腹樹蛙的當天晚上，發現旁邊有棵粗大的雞油樹，曾看到一條赤尾青

煙霧飄渺的利嘉林道。這裡是橙腹樹蛙的家。

攝影／張廖年鴻

竹絲頭向著樹幹、盤棲在約三公尺高的樹枝上，當時隱約感覺在那兒有個樹洞，自忖：「難道橙腹樹蛙和艾氏樹蛙一樣，也利用樹洞繁殖？若是，就體型來看，非得是大樹洞不可！」

我很快找到那棵樹，雖是白天，仍無法確定在那麼高的位置上是否有樹洞，再說，也實在爬不上去。那天終究無法確定，橙腹樹蛙在自然環境裡是否是樹洞繁殖者。

面對這二大桶的蝌蚪，我估計共有百來隻，我各取10隻帶回科博館典藏，其餘則留



工作人員正在檢查林子裡的樹洞。其實若只有「積水」這條件是不夠的，樹洞的大小、光照、濕度，甚至連離地的高度也可能是橙腹樹蛙選擇產卵場的條件。
攝影／張廖年鴻

在原處，祝禱牠們能順利變為小蛙，進入林子裡繼續生命的里程。

我語重心長地告訴劉教授：「希望貴系師生能成為此處橙腹樹蛙的守護神，我遠在台中，無法就近關心，如果這兒的植被有所變動，請立即採取行動，勿讓這裡的族群在我們手上消失…。」

雖然如此，我每到台東必會上到這片林子裡，察看生態環境的變化，也聽聽橙腹樹蛙的鳴聲，判斷牠們的族群是否還健在。

1997年五月，我和林俊義教授共同發表的「台灣的蝌蚪」一書付梓，我們將牠那「身體扁平，眼睛在背面」的怪模樣先判定為「靜淺水域一底棲」（Lentic-benthic littoral type）的生態表形。心中雖然懷疑牠們可能是樹洞型的蝌蚪，但未確實發現其自然生育環境時，不敢貿然斷定。

這十年來，發現橙腹樹蛙的地點已從宜蘭縣福山擴展到台北縣哈盆與三峽、桃園縣的北橫插天山、宜蘭縣明池、台中縣烏石坑與雪山林道、高雄縣的扇平、屏東縣的里龍山、南仁山與墾丁公園、台東縣的大武大竹溪、知本林道、泰源、利嘉林道等地共15個點或小區，海拔高度在500~1800公尺之間的次生林或原始林，雖然分布範圍廣闊，卻是零星分散、嚴重間斷分布。這期間，陸陸續續有熱心人士提供一些橙腹樹蛙的野外觀察訊息，確定了牠們是在樹洞繁殖的蛙類。

小族群的悲歌

「橙腹樹蛙平均窩卵數為22.1顆（range=1~44，n=52），…每窩卵數明顯低於（台灣）其他四種綠色樹蛙…。」台北國立師範大學呂光洋教授所指導的研究生李文

傑在他的碩士論文中這麼寫著。他是現階段最瞭解橙腹樹蛙的人。

我曾報導過，一隻解剖過的雌蛙在兩邊的卵巢各有91和102個成熟的卵粒。以此推測，一隻雌蛙欲達到最佳的繁殖效果，須在短期內把成熟的卵粒分別產到約10個樹洞裡，且最好別和其他雌蛙共用樹洞。李文傑在600平方公尺的樣區中，一年內調查到10隻雌蛙，則理論上，須要100個樹洞才能將這個族群的繁殖力發揮到極致；但事實上並非如此，他只找到了8個樹洞，而且只有4個洞真正被用來產卵，分別發現過2、19、20和26個卵泡，可見蝌蚪的種內競爭有多劇烈。繁殖的樹洞數遠低於需求，難怪目前有橙腹樹蛙的地方，每處所調查之蛙數都很少。同是在樹洞繁殖的蛙類，艾氏樹蛙的族群狀況樂觀多了。

台灣30種蛙類當中，除了豎琴蛙的族群情況更嚴重外，沒有一種蛙的族群數量那麼稀少。幾度回到我熟悉的知本林道棲息地，一個晚上能聽到橙腹樹蛙的蛙鳴不到5隻，而且都是散落在很廣泛的區域內。到底橙腹樹蛙怎麼了？牠們的族群是否正在下降？牠們會不會滅絕？

「這幾年來，我一直無法忘懷初見橙腹樹蛙的感覺，不是那黃橙橙的腹部，不是那聽似翡翠樹蛙的叫聲，不是那很少的卵數，不是那怪模樣的蝌蚪外形…而是那稀稀疏疏的族群。」有一回我在課堂上對學生這麼說著。

更具體的說，那個感覺是一種憂慮、一種不知所措的煩憂。

2002年我和呂光洋教授一起出席全球兩棲類瀕危總檢會（Global Amphibian As-

essment），我們就橙腹樹蛙的野外族群狀況，共同認定牠是屬於瀕危的物種（Endangered/EN級），牠們的族群實在太小了，我們不約而同地為牠的未來擔心。

對於小族群的保育生物學研究，通常分成二類，即「頹降族群範模」（Declining Population Paradigm; DPP）和「小族群範模」（Small Population Paradigm; SPP）。前者追究族群頹降的原因，設法讓族群數量復原；後者着重小族群的問題，如何透過保育手段不讓族群滅絕。

換言之，「設法讓族群數量復原」和「試圖解決小族群的問題」，正是本橙腹樹蛙保育研究計劃的要旨與行動綱領。

可是，也有不同的聲音出現。

「只要保持既有的棲境，不再進一步破壞，就是保護橙腹樹蛙最好的方法，任何動作是多餘的…。」在一次同僚聚集的場合中，有人這麼說過。

也有人應和著：「是啊！在原始林中，橙腹樹蛙的族群本來就這麼少。」這就意味著，橙腹樹蛙族群的「小」是自然的，我們不必杞人憂天。

乍聽之下，這些聲音頗有些道理；但細索之，實有再思的必要。

我至今尚未有在原始林內與橙腹樹蛙照面的經驗，無從斷定其族群少到什麼程度。但事實上，台灣低海拔原始林已不多，許多出現橙腹樹蛙的地方多屬次生林，而在其間少數幾棵老化倒塌的中空樹幹，成了橙腹樹蛙賴以傳宗接代的場域。不管其族群是大是小，繁殖場域對一個族群的存絕有決定性的影響。就李文傑先生所述，橙腹樹蛙的繁殖樹洞大多在倒木上。無論如何，要形成橙腹



樹林中的橙腹樹蛙

要形成「夠大」的樹洞，尚需好長的一段時間。以此觀之，橙腹樹蛙在次生林中的族群可用「苟延殘喘」形容，絕對不是「明日會更好」的美景。明白地說，不進一步破壞眼下的天然棲地，並不能保障橙腹樹蛙的續存。

在這個簡單的推論之下，我們如果給予充足的人工繁殖設施，橙腹樹蛙的續存就有所保障。問題是，什麼樣的人工繁殖設施符合橙腹樹蛙的需求？

樹蛙可繁殖的樹洞，該木要夠大夠老，並能朽出個大洞。問題是朽出來的樹洞終有朽毀之時，而在此之前，新的樹洞是否能及時朽出以供繁殖，就成為該族群是否會在該地區消失的關鍵。

樹蛙保育，多留樹洞

我們知道，台灣低海拔闊葉林大多是歷經浩劫的次生林，新生林木大多是幼齡木，

橙腹樹蛙的蝌蚪



在行動初期，我們對橙腹樹蛙的瞭解仍然有限。其實，如何運用有限的訊息來擬定一個可行的保育方案，是保育生物學最大的挑戰，這也是保育生物學作為一門救急的科學所令人迷戀之處。

首先，我們從已確定的繁殖策略與方式，來設計可供繁殖的環境。

我們過去曾在知本林道放置幾個塑膠桶，承蒙不棄，橙腹樹蛙前來產了卵並孵出蝌蚪。但後來水桶裡積滿落葉，橙腹樹蛙就不再前來產卵了。再說，就研究過的蝌蚪生態表形與微棲境，知道莫氏樹蛙（*Rhacophorus moltrechti*）、白領樹蛙（*Polypedates braueri*）和翡翠樹蛙（*R. prasinatus*）皆會在人工蓄水槽內繁殖。當這些種類與橙腹樹蛙共域時，直接擺置一般水桶，必會引起牠們之間的競爭。欲達到有效的橙腹樹蛙復育，人工蓄水槽的設計必須僅利於橙腹樹蛙蝌蚪生活，同時減少其他蛙類干擾。為長



研究人員正在檢查安置的繁殖筒被利用情形
攝影／張廖年鴻

久之計，直接擺置一般水桶並非上策，還是得另行設計人工繁殖設施。

根據李文傑先生的野外觀察，橙腹樹蛙的繁殖樹洞大多在傾斜或水平的倒木上，前者乃老木中空後倒傾而成，接受雨水後形成一個較深、儲水量較多的水域，洞深達180~400公分，水深達80~160公分，水面與洞口往往有100~300公分。後者乃倒木表面朽凹而成的淺水窪，水面大約為600~2500平方公分，水深5~30公分。奇怪的是，朝天的樹洞並不受橙腹樹蛙的青睞。因此本研究發展了一個簡單又有多重考量的人工繁殖筒，那是一個直徑15公分、長60公分、厚度4mm的塑膠水管，一端完全密封，另一端則接上仰角135度的轉接頭，並在筒身打上小洞作為洩水孔，便成為一個長型容器。繁殖筒所使用的材料堅固，預計可用10年以上。

繁殖筒除了會被樹蛙利用外，也成了蛇類的覓食場。這個繁殖筒上方埋伏著一條青竹絲，等待著伏擊進出繁殖筒的樹蛙。
攝影／張廖年鴻





正在繁殖筒內產卵的橙腹樹蛙

攝影／張廖年鴻



繁殖筒內樹蛙的卵泡

攝影／張廖年鴻

這個繁殖筒有個妙處，當橫擺時，開口向上呈135度，既可承接雨水，又有斜面讓橙腹樹蛙產卵，卵泡可黏附在洞緣。又因筒口小，落葉比較不會掉進桶內。筒身的洩水孔能控制水位，使繁殖筒不會過滿；這個設計略有模擬水平倒木表面的淺水窪之意。立式的繁殖筒的二個洩水孔將水位控制在離筒口約15公分的地方，橙腹樹蛙產卵或躲藏的環境都可塑造出來，水深也控制在45公分，就像個深樹洞一般。再說，筒口傾斜，光線不會直照筒內，充份模擬樹洞的環境。

我不知道這樣的人工繁殖筒設計是否會被橙腹樹蛙接受，同時也想知道牠們比較喜歡橫式或立式，我在知本林道的橙腹樹蛙出現地，作了如下的試驗：繁殖筒以棋盤式方格擺放，以10公尺為距，橫式及立式參差錯置，以不銹鋼纜綁在樹幹或樹枝上，若無適當樹木可繫，則擺在地面上用大石頭固定之。每個樣地總共放置30個繁殖筒，分三排擺放。後來，同樣的擺置法也在明池、大雪山林道、里龍山和利嘉等地實施。為了解到底牠們比較喜歡一般的塑膠桶或我的人工繁殖筒，我在知本林道試驗地的每個繁殖筒旁各放了一個10公升的塑膠桶，桶上方以塑

膠網遮掩，一方面讓橙腹樹蛙有產卵的地方，一方面防止過多的落葉掉入桶中。為讓蝌蚪有食物來源，在繁殖筒和塑膠桶內置入少量泥土、落葉、樹枝等，試圖在水中注入充分的有機物，營造蝌蚪有利的覓食條件。

人工模擬，樹洞環境

2003年是我們開始執行這項工程的第一年。為了確定橙腹樹蛙的確切出現地點，工作人員走遍分布記錄點，奈何遇上乾旱年，橙腹樹蛙未現芳蹤，許多地點無法驟設繁殖筒。我曾在明池、知本林道和利嘉林道明確發現過橙腹樹蛙，故能先在出現點設置繁殖筒，但也因無足夠雨水，橙腹樹蛙無從表示牠們的喜好。還好我們獲得一些安慰獎：利嘉地區有三個繁殖筒誘引艾氏樹蛙前來產卵，並有四筒躲藏著艾氏樹蛙。知本則僅一個繁殖筒出現艾氏樹蛙，未有卵產於其中。

我們的苦心終在2004年得到橙腹樹蛙回報，當年雨水豐沛，繁殖筒盛水狀況理想，都有1/2至全滿；塑膠桶則有部分傾倒，未傾倒的都有100%的儲水量。這一切顯示無論繁殖筒的設計或擺置的方向，皆有承接雨水的功能，具有被選擇繁殖的潛勢。



艾氏樹蛙利用繁殖筒的機率相當高。這是一隻艾氏樹蛙的雄蛙和牠守護的卵。



在繁殖筒中孵化成長的橙腹樹蛙蝌蚪

遺憾的是，我們在明池、大雪山林道、里龍山等地所擺置的人工繁殖筒並無被橙腹樹蛙用來繁殖的情形，唯一的解釋是橙腹樹蛙可能尚未發現我們的筒子，然而我們對這樣的解釋一直無法確知其真實性。

可喜的是，在台東縣的知本與利嘉兩地，橙腹樹蛙來產卵了。

在2004年的調查裡，五月的知本與利嘉地面植被更加茂盛，有些橫式的繁殖筒被埋了進去，被尋獲的橫式繁殖筒都未有兩生類棲息。在七月及十月兩次調查中，知本與利嘉的50組可尋獲的繁殖筒及20個塑膠水桶中，發現其中9個直式繁殖筒有橙腹樹蛙蝌蚪或卵泡，有一個直式繁殖筒有莫氏樹蛙的蝌蚪，有6個直式繁殖筒有艾氏樹蛙的蝌蚪或卵及護卵的雄蛙。可見直式繁殖筒較易受樹蛙選為繁殖所。然而，有趣的是，無論在利嘉林道或知本林道，橙腹樹蛙並未選擇曾經藉助繁殖的塑膠水桶，亦未選擇水較淺的橫筒。相反的，我們觀察到直式的繁殖筒中有橙腹樹蛙的假交配及產卵情形，蝌蚪可在此生活到變態為小蛙，而且一再被利用，利用率高達36%，是個令人滿意的結果。所以往後要進一步拓展橙腹樹蛙的復育時，採用

直式繁殖筒，會是比較適合的。

就利嘉與知本的試驗狀況來看，直式的繁殖筒並未獨受橙腹樹蛙青睞，仍有莫氏樹蛙與艾氏樹蛙前來繁殖；從比例觀之，艾氏樹蛙是橙腹樹蛙真正的競爭對手。艾氏樹蛙是樹洞繁殖者，牠的蝌蚪可適應較小的水域，橙腹樹蛙則否，艾氏樹蛙是否會造成威脅，實應進一步觀察。另一件必須改進的地方是，只要氣候乾燥，就可見橙腹樹蛙的卵泡乾掉的現象，或許是塑膠表面的毛細現象較差，也或許是水面到筒口的長度太短，筒口的水氣易受筒外的濕度不足所影響。說不定，我們只要增加筒頸的長度，即可使卵泡乾掉的問題迎刃而解。

接下來，我們要一步步追蹤人工繁殖筒是否得以讓橙腹樹蛙的族群數量增加。如果是，是否就能保障橙腹樹蛙免於滅絕呢？答案是否定的，因為眼前的小族群本身，是否有基因多樣性的問題，尚需要進一步探討。如果眼前已造成所謂的瓶頸現象，縱使將來族群能擴大，基因多樣性仍須設法改善。

小族群的問題是多重的，常因為近親交配而使遺傳多樣性受到約制，而且生殖成功率（fertility）和生殖量（productivity）皆會



次生林的樹徑較小，形成的樹洞常常無法儲水，難以為橙腹樹蛙所利用。攝影／張廖年鴻

降低，甚至發生遺傳漂變（genetic drift），使狀況更形惡劣而滅絕。

突變（mutation）、自然選擇（natural selection）和遷移（migration）是一般大族群的演化過程（evolutionary process）裡重要的決定性效應（deterministic effects）。大族群複製後族群（replicate populations）的複製後基因座（replicate loci）表現與原族群是一致的，一代代間的基因座頻率是相同的；基本上，機會效應（effects of chance）對大族群的作用有限，對小族群的影響剛好相反：在小族群裡，自然選擇的效應不彰顯，機會效應給小族群的演化帶進一種隨機或不可預測的未來；換言之，複製族群和複製基因座的表現常和原來的族群不一致，而且有不同且多樣的結果。小族群無法免於近親交配，且近親交配的概率高，所以演化過程與大族群迥然而異，我們對橙腹樹蛙的演化問題須加以關注。

遺傳多樣性低的族群，對環境的應變力薄弱，很容易受外力的影響而滅絕。保育遺

傳學的發展，乃致力於降低族群因為遺傳因素而滅絕的風險，研究的面向大致可歸納出十一項：1.近親繁殖與生存間的負面效應；2.遺傳多樣性的漏失和因應環境改變而演化的能力；3.族群間斷分布及基因交流的阻隔；4.隨機程序（遺傳漂變）壓過自然選擇成為主要的演化過程；5.不良突變的累積與漏失；6.圈養生物的遺傳適應和再引入的效應；7.解決分類學的不確定性；8.劃定種內之保育經營單位；9.運用分子遺傳技術於科學辦案；10.運用分子遺傳技術探討與物種保育有關之重要生物學問題；11.檢驗造成遠親交配崩潰（out breeding depression）之不良因子。看來，欲從基因多樣性的探討進入橙腹樹蛙遺傳保育的問題，我們還有很長的路要走。目前因為收集的樣本太少，對橙腹樹蛙的遺傳多樣性無法著墨，但此事勢在必行，將逐步完成之。

再說，遺傳上的問題只是一個瀕危物種的威脅之一，保育遺傳的研究，應是整個保育生物學的網絡中，較分子層次的一環而已。野外族群所面臨的威脅大致可分為二大項，即決定性因子（deterministic factors）和隨機性因子（stochastic factors）。隨機性因子通常包括族群數量的隨機變動性、環境的隨機變動性、天災及遺傳隨機變動性等，其影響一個物種的方向與力度不確定，完全看機會。小族群對隨機變動性因子的敏感性很高，在一次不測當中，就有可能失去一個族群。決定性因子通常具有一定的影響方向與相對穩定的力道，這些因子通常與人類活動有關，它們能直接或間接把物種帶向滅亡，這些因子包括：1.棲息環境消失；2.過度捕獵；3.污染；4.外來種；5.以上因素的

綜合。對橙腹樹蛙而言，棲地應是最需要關懷的因素。

三十年前，我親身體驗過伐木場的殘酷景象，一棵棵倒下的林木躺在山坡上，有如兩軍交戰後屍橫遍野的戰場。然而伐林犧牲的不只是林木而已，生態也賠了進去、野生動物也賠了進去。過往我們對台灣中低海拔闊葉林的破壞還不是很徹底，橙腹樹蛙還有

利嘉、知本地區人工繁殖設施 被樹蛙利用的狀況

	直筒	橫筒	水桶
總數	25	25	20
橙腹樹蛙	9	0	0
莫氏樹蛙	1	0	0
艾氏樹蛙	6	0	1
利用比(%)	60	0	5

潮濕茂密的闊葉林是橙腹樹蛙活動的舞台

一絲絲喘息的機會，若能把握契機，透過保育手段，將一些殘餘的族群有效地恢復過來，在避免遠親交配崩潰的前提下，進行族群間的基因交流，我想，這一切努力雖然無法完全彌補我們過去無知的過錯，至少還可以當作我們對自然未曾尊重的懺悔吧！

延伸閱讀

李文傑，呂光洋。2003。橙腹樹蛙 (*Rhacophorus aurantiventris*) 生殖行為及生態學之研究。生物學報。38(2)：97-112。

視群傳播事業有限公司。2004。橙腹樹蛙的一生DVD。行政院農業委員會林務局。台北。

攝影／張廖年鴻





周文豪

國立自然科學博物館動物組研究員兼副館長

東海大學博士。興趣與專長為兩爬動物學、分類學、系統演化學、保育生物學。

周老師以「自然人」的背景參與博物館建設，尋求回歸人與自然的和諧之道，並以之為畢生職志。台灣兩棲爬蟲類的自然史，是他現階段及未來的研究重心，目前也正透過台灣無尾類蝌蚪的形態與生態來研究探討其分類、生物地理、演化及群落結構等問題；同時也與國內外相關學者進行學術合作，共同研究台灣赤尾青竹絲的毒液及DNA的地理變異、日本樹蛙及古氏赤蛙的地理變異、東南亞赤尾青竹絲的演化，以及斯文豪氏蛙在台灣의形態變異。這幾年來，眼看台灣不斷畸型發展，多年的野地經驗讓周老師深切感受到某些台灣兩棲類的命運已危在旦夕，牠們的棲地普遍蒙受無度的破壞，有些種類已被逼到幾個零碎的小角落，生存權備受威脅。因此，台灣兩棲類的保育問題將是周老師未來的關懷重點。



「似是而非，似非而是」的

淡水龜世界

——基因混雜與雜交

撰文／陳添喜

攝影／陳添喜

新種？新記錄種？雜交種？

在早期有關台灣淡水龜的文獻記錄中，曾有黑頸擬水龜（*Mauremys nigricans*）的採集記錄，但後來此物種被認為是柴棺龜（*Mauremys mutica*）的同物異名而不再受到注意。過去幾十年間，在日本亦曾發現由台灣地區走私進口的寵物龜中可能混雜有形態類似安南擬水龜（*Mauremys annamensis*）的個體；到最近部份歐美學者觀察由台灣走私到中國大陸市場的斑龜（*Ocadia sinensis*），有些個體在形態上與其他地區族群有明顯差異，可能是一個未經描述的新物種。國外許多學者認為台灣地區的淡水龜物種需要深入的研究分析，以釐清長期的疑問。有關台灣地區的淡水龜現況與種類，並未曾進行較有系統的調查研究。

1996年，新竹實驗中學的一位外籍老師在科學園區的水池內捕獲一隻形態上界於斑龜與柴棺龜的個體，有關台灣地區淡水龜物種的問題才開始被重視，是否如中國大陸的情形類似，仍存在有未被描述的稀有淡水龜新種。但僅依據零星發現形態差異較大的記錄，並無法有較突破性的發現。由2000年開始進行的全國性淡水龜現況調查，合計在111處捕獲水棲淡水龜的調查地點中，分別在北部的3處地點，陸續捕獲形態與其他原生種類差異極大的淡水龜，加上過去曾發現的案例，不禁令人懷疑，台灣地區真的還有新種或新記錄種存在？還是只是單純的個體變異或是偶發的雜交個體？這些都需要有更多的採樣個體數，才能釐清新種或雜交種的疑問。

（前頁）雜交母龜所產下的幼龜形態變異極大，前面18張為雜交龜幼龜腹甲，最後六張分別為柴棺龜與斑龜的腹甲照片。



於新竹市發現之雜交個體。



於宜蘭縣員山發現之雜交個體。



於台北縣石門發現之雜交個體。



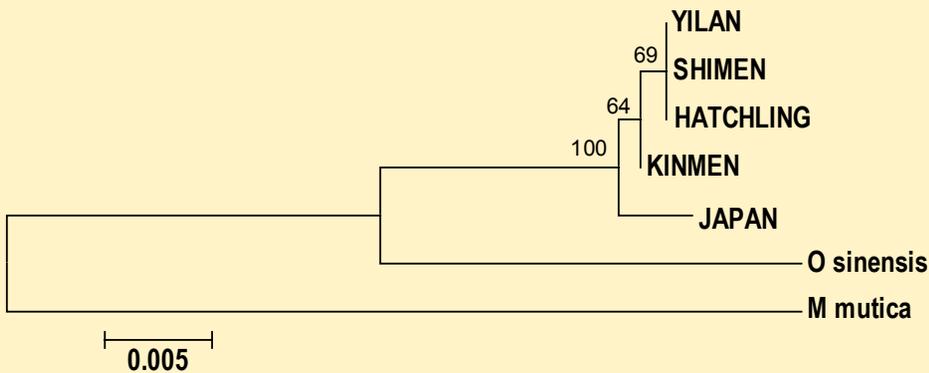
於花蓮縣光復發現之雜交個體。

分子標記分析檢驗的證據

利用分子標記的分析顯示，目前所發現外形與其他原生種類差異極大的淡水龜個體，應該是由不同物種間雜交造成的結果，其中包括金龜、柴棺龜與斑龜等3個物種之間複雜的雜交關係。於新竹市與花蓮縣發現的個體，其粒腺體DNA序列幾乎與柴棺龜相同；台北縣石門與宜蘭縣員山捕獲個體之粒腺體DNA序列則與金龜相近。淡水龜雜交的故事利用粒腺體DNA序列以乎很輕易就找到答案，因為粒腺體DNA具有母系遺傳的特性，雜交龜的母系親代不難確認。多數雜交個體只是在野外環境中偶發的案例，所發現的地緣上並無明顯相關性，雜交的情形似乎未如想像中複雜。若能找到可判定父系親代的分子標記，雜交的疑案就可輕易告一段落。

DNA中留下金龜曾經存在的證據

這幾年野外調查的結果，至今未曾在台灣本島捕獲任何金龜個體，只在外島的金門仍發現有較穩定的野外族群。但由宜蘭縣與台北縣所捕獲雜交個體的分析發現，有2隻的粒腺體DNA序列與金門、日本的金龜族群幾乎相同，顯示其母系親代具有金龜的血統，但產生雜交的年代並不容易追溯。一般而言，於野外環境自然雜交的頻度並不高，捕獲雜交個體的頻度遠低於其親代種類。至今在台灣本島僅可發現金龜雜交的後代，卻未捕獲任何金龜的「本尊」，顯示多數金龜族群於野外已非常稀少，甚至已完全消失。這些雜交個體，可能是最後少數殘存的個體透過與其他物種雜交的方式，留下其遺傳訊息。淡水龜的雜交問題似乎愈來愈複雜，在野外環境中可能是一種自然現象，在某些特殊條件下，雜交的機會可能會比較高。



左方三張照片分別為宜蘭、石門捕獲的雜交龜及宜蘭雜交龜所產下的幼龜，右方二張為金龜。

但於台北縣石門所捕獲的個體，在形態特徵上與金龜的相似度極低，幾乎找不到金龜的特徵，明顯界於柴棺龜與斑龜之間，且與其他地區所發現之金龜雜交個體有極大差異，可能已歷經數代的雜交過程，但在無直接與間接證據的狀況下，短期內並不易解決此問題。

具繁殖能力之雜交母龜

過去在人工圈養或野外環境中，雖然偶可發現淡水龜雜交的個案，但一般認為這些雜交產生的後代，可能類似馬與驢雜交的「騾」或獅子與老虎雜交的「獅虎」，並不具繁殖能力，母龜即使能產卵，亦無法孵出幼龜。在2004年夏季，由宜蘭捕獲的一隻雜交母龜產下的龜卵，出乎意料地孵出幼龜，而且多能存活下來。這顯示部分淡水龜種類之間並無明顯配子受精後的生殖隔離現象，其雜交後代不但可存活下來，且仍具有生殖能力，可與原來的親代種類或其他種類交配產卵，並能孵出幼龜。此種雜交現象使淡水龜的分類與保育更加複雜，就物種的保育單元上已不易界定。

淡水龜部分相近物種間的生殖隔離機制主要利用的可能是空間的隔離，其種化機制亦可能主要由地理隔離所造成，目前即使是被認為親緣關係較遠的不同屬物種，仍有可能雜交，並產下具有繁殖能力的後代。最令人關心的並不是這些物種會不會雜交，偶而發現的少數案例並不足為奇，過去在人工圈養環境已發現有許多雜交的個案，但野外環



雜交母龜產卵

境中的淡水龜是否會類似其他部分動物類群，產生所謂「漸滲雜交」的群聚，則是目前許多學者正努力尋找的答案。此種雜交現象，或許可解答最近前幾年所發生「假新種」淡水龜的困惑。

雜交群聚的發現

在這幾年的族群遺傳組成分析研究中，曾發現少數柴棺龜個體粒腺體DNA序列與斑龜相同，亦有斑龜的序列與柴棺龜相同，即使利用相同血液樣本重複分析亦有相同結果，只能直接認為是採樣時把血液樣本標示錯誤。為避免對淡水龜野外族群的影響，淡水龜的研究極少保留證據標本，即使發現有誤，也少有機會由野外捕捉相同個體重新檢驗標本，只能以採樣的疏失處理。

最近持續的廣泛調查，終於在2005年於台灣北部發現有柴棺龜與斑龜的雜交群聚，淡水龜雜交不再是偶發的單一事件。在相同



雜交型母龜



雜交型雄龜



雜交型雄龜



正常型斑龜

一般斑龜在頭部與頸部的主要特徵是有至少8條鑲有黑邊的淺黃綠色條紋，尾巴與四肢亦有黃綠色條紋分布。條紋數與顏色基本上是龜類物種分類上的重要特徵，發生變異除了少數個體差異外，間雜兩物種特徵的情形，大多是雜交所造成的。

採樣地點中，陸續發現許多二個物種複雜且極多樣的中間型個體，頭部、頸部、四肢及尾部的斑紋皆與斑龜有明顯差異，即使是斑龜亦與其他族群有部分形態差異，推測其發生雜交的時間可能已經過幾個世代以上。出現斑龜與柴棺龜DNA序列相同的結果，可能不再是血液樣本處理的疏失，應該是合理的結果。雖然至今仍不清楚實際雜交情形，需要更深入的分析比較，但可確認的是柴棺龜與斑龜之間會產生漸滲雜交，雜交後代不斷與親代回交，並交換遺傳訊息。

假新種淡水龜的困擾

就現有的化石證據，龜鱉類動物在演化上被認為是相對穩定的動物類群，出現在地球上的時間已近2億年，但現存的物種數僅270種左右，一般認為其世代週期長，且在演化上極為保守穩定，不易自然演化出新的物種。但最近十幾年之間卻發現許多新的物種，不禁令人對此種說法產生質疑。

在過去的20年內，僅在中國大陸地區就發現了超過10種未被描述的新種，主要為花龜屬（*Ocadia*）、擬水龜屬（*Mauremys*）及閉殼龜屬（*Cuora*）的物種，新發現的物種數目令人驚訝。但這些新種的模式標本主要是由市場中購買，至今未能掌握到野外的自然族群，目前這群稀有新物種的生態習性與分布現況仍不清楚，一直困擾著許多保育與分類學者。

近幾年有部分學者利用分子方法重新檢驗，結果發現這些新種可能多是無效種，牠們的粒腺體DNA幾乎與其他物種相似，應該是雜交的個體。經過追蹤調查，有些標本還可能是由養龜場繁殖出來、再透過寵物貿

易商賣到不知情的分類學者手上，形成一件學術界上廣為流傳的醜聞。

更令學術界感到興趣的並非學術醜聞本身，當然學術研究的態度值得探討，但為何會有這麼多淡水龜雜交的案例，而且部分雜交個體具有繁殖後代的能力，淡水龜的雜交可能是種化的重要機制。在這些稀有新種發表後，經由寵物商的炒作，在野外也不斷發現「假新種」的個體流入寵物市場，假新種並非全部來自人工養殖，在自然環境下似乎也不是非常稀有。目前不論是華頓盛公約及許多保育紅皮書相關名錄，多已將這些有疑問的假新種列入，造成許多實際執行的困擾。

柴棺龜的族群分化與基因混雜

除了不同物種間的雜交，同一物種內的基因混雜，亦是值得探討的問題。多數水棲淡水龜因棲息環境的限制，無法遠離水域環境，遷移能力並不強，加上地理的隔離，就會造成形態與遺傳上的分化。以台灣地區的柴棺龜族群為例，分析粒腺體DNA序列的結果，發現主要具有3種基因型，分別與中國大陸、海南島及琉球群島族群的基因型相近。台灣地區的柴棺族群可能因多次的遷入及地理的隔離，在其族群遺傳組成上已有高度分化。

但在台灣地區多數柴棺龜族群內，卻同時出現有二個基因型，就物種的擴散與族群的建立而言，這些族群組成可能並非自然造成。龜類在世界上不同的文化中，常佔有極特殊的地位，尤其深受佛教影響的民族，利用龜類放生的風氣極盛。在台灣地區放生龜類歷史可能有數百年之久，加上民間有在水塘放養淡水龜的習俗，人為遷移龜類的情形

極頻繁，此種現象可能是造成目前柴棺龜族群基因混雜的重要原因。

野外族群的資源分配與隔離

斑龜與柴棺龜種化現象已極明顯，形態與生態習性方面已有顯著分化，雖然最近部分學者分析其粒腺體DNA部分片段序列後，認為此二物種親緣關係相近，應為同一屬的物種。目前在多數斑龜與柴棺龜共域的環境所發現雜交的頻度並不高，自然環境下在空間資源利用上可能會有適當的隔離，並不容易發生雜交的現象。最近在台灣北部兩個研究樣區深入調查此二物種的棲地利用，發現二種間有明顯差異。柴棺龜主要棲息在水深較淺的草澤、溝渠等水生植物密集的水域，偶而會上岸活動；斑龜則以水深較深的水塘、溪流等開放水域為主，於淺水域活動的頻度較低。雖然有共域棲息的情形，但空間利用重疊程度不高，可透過空間資源利用的差異，而有適度的生殖隔離。但隨著許多

水域環境的惡化，如水田附近沼澤、溝渠等環境消失，加上不當的放生，使得此兩種已明顯分化的物種又利用相同的水域環境，可能增加雜交的機會。

淡水龜多樣性保育的問題

一般而言，遺傳多樣性愈高對生物族群是有利的，為避免基因僵化，常設法增加生物族群內的遺傳多樣性。但以台灣地區柴棺龜的例子，原來已逐漸分化的物種，卻因人為的干擾而造成嚴重基因混雜，使牠們又重新混在一起，也是一種基因多樣性的消失。而且因為經過長期的放生干擾，其基因混雜已是極廣泛的現象。此種現象可能不只發生在柴棺龜而已，其他物種應該有類似情形，如放生市場最常見的斑龜，亦可能已遭受極大程度的基因混雜，只是目前仍找不到合適的分子標記可以檢測其混雜情形。

淡水龜相近物種之間的雜交可能是一種自然現象，可能因為欠缺在受精或配子

的生殖隔離機制，在野外偶而可發現有雜交的個體。目前隨著許多淡水龜棲息環境因人為干擾，或不當的放生，破壞原有的隔離機制，使雜交的頻度增高。雜交與基因混雜已形成另一個淡水龜保育應受重視的問題。



研究人員從龜的尾部抽血，供遺傳分析研究之用。

BOX 1 台灣的淡水龜

台灣淡水龜的種類數目並不多，原生的種類僅有斑龜 (*Ocadia sinensis*)、柴棺龜 (*Mauremys mutica*)、金龜 (*Chinemys reevesii*)、食蛇龜 (*Cuora flavomarginata*) 及中華鱉 (*Pelodiscus sinensis*) 等5種。

斑龜

Ocadia sinensis

斑龜是台灣最常見的淡水龜，分布範圍包括溪流、溝渠、池塘等，甚至在河口半淡鹹水的紅樹林區也可見到。斑龜是屬水棲性的淡水龜，是台灣地區體型最大的淡水龜。



食蛇龜

Cuora flavomarginata

食蛇龜是台灣地區唯一的陸棲性淡水龜，主要棲息在低海拔森林底層及其邊緣。腹甲分成前後兩頁，遇到驚嚇時，會將頭、尾、四肢收入龜甲，緊閉腹甲，以躲避敵害。食蛇龜屬雜食性，但並未發現有吃蛇的情形。



柴棺龜

Mauremys mutica

柴棺龜屬半水棲性淡水龜，喜歡棲息在靠近山區的水塘或稻田附近。在北部、中部與東部靠近山區的水塘、溝渠等環境仍常見。柴棺龜屬半水棲性，有時可遠離水域環境，到陸地上、甚至森林底層活動。



中華鱉

Pelodiscus sinensis

中華鱉就是我們所通稱的「鱉」，是一種重要的經濟性水產動物，在市場與餐桌上都極常見。因被認為具食補的效用，野生鱉受到過度的捕捉利用，目前於野外並不多見。



金龜

Chinemys reevesii

金龜在中國大陸稱為「烏龜」，幼體時背甲盾板間有金黃色線條，但成體則會黑化，尤其是雄龜更為明顯。在台灣已極為少見，這幾年發現的次數不多，許多野外族群可能已經消失。





陳添喜

國立海洋科技博物館籌備處助理研究員

台灣海洋大學海洋生物研究所碩士，台灣師範大學生物研究所博士。一直從事龜類有關方面的研究，最早在澎湖望安進行綠蠵龜的生殖生態研究，最近十年的主要研究興趣，則在於台灣地區淡水龜的生態習性、族群遺傳及外來種龜類對原生生態的影響等課題。



黑、白蛇郎君一家親？

台灣產眼鏡蛇 (*Naja atra*)

的色型變異與保育遺傳學

撰文／林華慶、林思民

攝影／林青峰、林華慶、賴卓彥

眼

鏡蛇是許多人耳熟能詳的動物，不論是在電視、電影中或是現實生活中，牠那昂首屹立凝視前方、扁平得近乎誇張的頸子、激動時還不時發出呼呼聲的身影，總是讓人留下深刻的印象（圖一、二）。眼鏡蛇的另一個俗名「飯匙倩」，就非常傳神地描繪出這種特殊的形態與行為，因為它的閩南語原意就是「神氣的飯匙」。



圖一

眼鏡蛇的名稱來自於其頸部背面擴張後呈現出的白色花紋狀似眼鏡輪廓（圖三），但實際上眼鏡蛇頸背的花紋在不同個體之間卻有著高度的變異（圖四）。而眼鏡蛇的身體顏色與花紋同樣也有著極大的差異，眼鏡蛇的分類地位也因此歷經了數次的變革。在分類學上，所有的眼鏡蛇都是蝮蝮蛇科（Elapidae）之下眼鏡蛇屬（Genus *Naja*）

的成員，牠們廣泛分布於非洲、中東和東亞。東亞地區的眼鏡蛇原本被認為皆是同一種，俗稱印度眼鏡蛇（*Naja naja*），其種下分類依不同的分布地區與體色、花紋則有多達10個亞種，產於台灣、中國東南部及香港的眼鏡蛇被稱為舟山亞種（*Naja naja atra*）。然而1992年時，Wuster 與Thorpe兩

圖三





圖二

位學者依據遺傳結構的差異性而將東亞地區10個眼鏡蛇亞種全部提升為獨立的種，因而原本的眼鏡蛇舟山亞種便改稱為中國眼鏡蛇（*Naja atra*）。

腹色有黑白，分布有西東

台灣的眼鏡蛇普遍分布於由北到南1500公尺以下的低海拔地區，雖然屬於中國眼鏡蛇的一個族群，但是臺灣產眼鏡蛇的外觀仍有極大的變異，牠們的體色從較淺的棕色、褐色、深褐色到黝黑色均有；而且有些個體除了頸部的白色花紋外，身體還具有數個白色環狀細紋。最令人注意的是，台灣產眼鏡蛇的腹部顏色可明顯區分為白色與黑色、與少數似乎是介於中間的花色型（圖五A、B、C），而且不同腹部色型的眼鏡蛇，其分布也有明顯的地理變異，根據我們的調

查，棲息於西部平原與丘陵地區的眼鏡蛇其腹部為白色或夾雜淺褐色之花色型；棲息於鄰近中央山脈之較低山區、東北部之宜蘭及東部之花蓮、台東與最南端的恆春半島等地區的個體，腹部均為具金屬光澤之黑色型（圖六）。

台灣島上眼鏡蛇的腹部色型差異，與牠們的地理分布概況，對於長時間從事捕蛇與販蛇的從業人員而言並不陌生，業者對於主要來自於東部的黑腹型眼鏡蛇俗稱為「黑肚子」，西部地區的白腹型稱為「白肚子」，而且由於黑腹型眼鏡蛇全身皆為黝黑色，因此被認為較具食補功效，在市場上的價格也較白腹型為高；某些業者甚至認為黑腹型與白腹型是2種不同的眼鏡蛇。而以往的研究顯示，台灣東、西部所產眼鏡蛇之排毒量與毒力有顯著的差異，黑腹與白腹型眼鏡蛇的蛇毒蛋白組成也有所不同，我們所好奇的是這些形態上的種種差異究竟具有何種演化上的意義？藉由分子生物技術了解不同色型眼鏡蛇的DNA遺傳結構，或許可以探查出若干蛛絲馬跡。

個別差異大，基因變異高

在農委會林務局的支持下，自2002到2004年間我們從全台灣蒐集了一百多隻眼鏡蛇作為樣本（圖六），接著定序每一樣本粒線體基因組中共有1151個鹼基對的完整控制區（control region）片段，結果發現眼鏡蛇的粒線體DNA序列只呈現微小的變異，其遺傳多樣性在至今所知的台灣蜥蜴類與蛇類之中是最低的。而且不論是黑腹型與白腹型、或是產自東部與西部的眼鏡蛇，雖然在形態上有非常明顯的差異，但在我們所分析

出的遺傳序列卻差異非常小。進一步地，雖然所有的序列樣本共區分出23個基因單型，但是經由網狀圖的分析，不論是黑腹、白腹或花腹型，均廣泛地共享大部分的基因單型（圖七），各色型「之內」的遺傳變異遠大於色型「之間」的遺傳變異，在圖七中央的四個主要基因單型也不具有任何腹部色形上的專一性，也就是根據粒線體DNA基因組的分析並無法認定黑腹型與白腹型是2種不同的眼鏡蛇。

雖然不同腹部色型的眼鏡蛇並未在遺傳

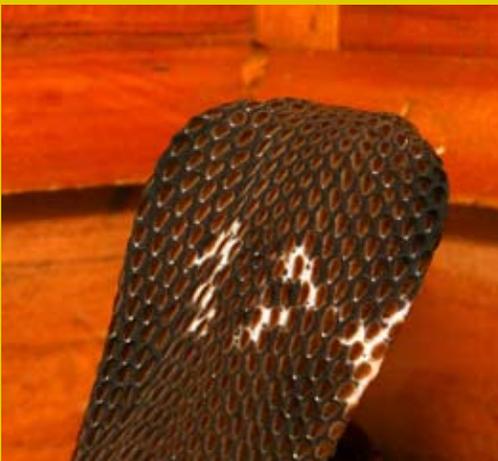
上明顯分化，但是整體眼鏡蛇族群的基因型多樣性（haplotype diversity）卻非常高，而且不同地理區域之間的眼鏡蛇族群也呈現中度到高度的遺傳分化現象，特別是中央山脈所阻隔的東部與西部族群最為顯著。這種種的遺傳特徵，應該是演化學上「瓶頸效應（bottleneck effect）」產生的結果；也就是台灣現有的眼鏡蛇族群，可能是在最近的某個事件之後，由一個很小的族群，迅速膨脹成為一個很大族群的結果。而所謂的「最近」，至少是距今萬年前，才有機會在遺傳



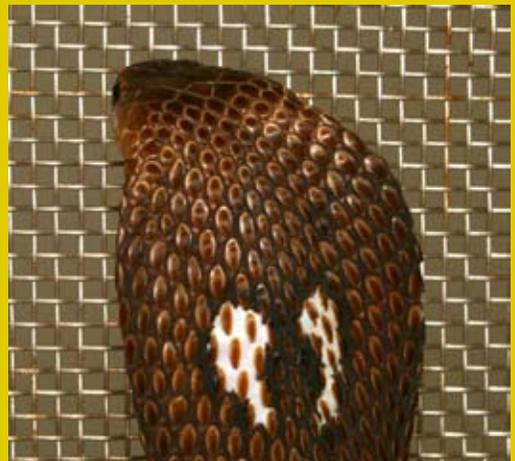
圖四A



圖四B



圖四C



圖四D

物質上塑造出那麼大的變異。檢視地質史料，我們懷疑更新世的冰河期造成眼鏡蛇無法在冰河時期存在於大部分的台灣地區，僅有少數的眼鏡蛇殘存於較溫暖的台灣南端；當冰河消退之後，因為氣候的全面暖化使得殘存族群快速膨脹並由台灣南端往北分別向中央山脈兩側的東、西部擴散，進而呈現出我們現今觀察到的族群遺傳特質。至於黑色與白色的腹部色型，可能是在不同地理區受到不同的天擇壓力之下所產生的結果，但是究竟是何種選汰壓力所導致，則有待進一步的研究探討。

控制田老鼠，保育眼鏡蛇

很明顯地，從族群遺傳的觀點來看，台灣東、西部的眼鏡蛇各自具有其獨特的演化意義以及遺傳上的特有性，應該被視為不同的「演化單元（evolutionarily significant units）」，並且妥善加以管理保育，特別是避免東、西兩地族群基因上的污染，將是台灣眼鏡蛇保育工作的重點。由於中央山脈的阻隔，東部與西部的眼鏡蛇族群在正常狀況下，其實絕少能夠在野外相遇進而遺傳交流，但由於眼鏡蛇的商業性捕捉在台灣已有數十年的歷史，而且根據我們以往的調查，乃是交易量最大的毒蛇種類。不僅西部地區的眼鏡蛇面臨極大的捕捉壓力，來自東部價格較高的黑腹型眼鏡蛇也遭到長年來的捕捉以供應西部的蛇肉市場，除了對野外族群的存續造成威脅外，在近20年來還衍生出「放生」的嚴重問題。

由於交易量大而容易購得，眼鏡蛇是部份宗教體放生的熱門蛇種。我們曾發現過有大量眼鏡蛇被放到較寒冷而不適合牠們生存



圖五A

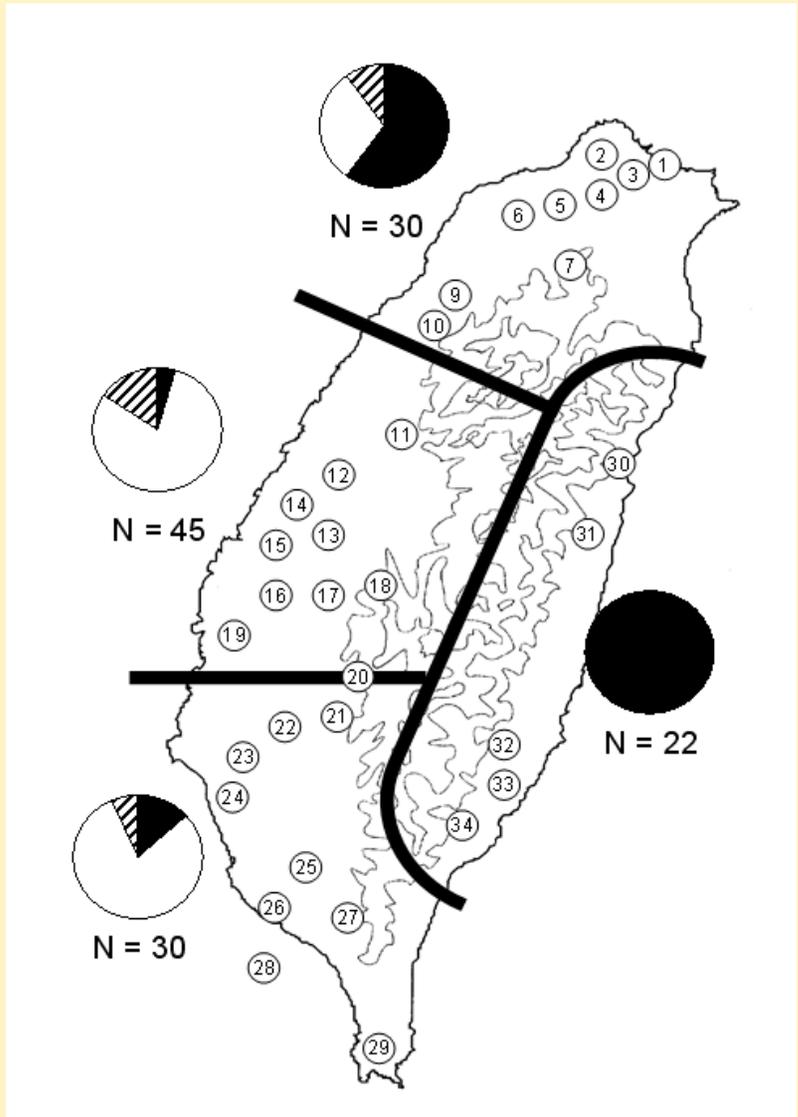


圖五B



圖五C

圖六、臺灣產眼鏡蛇腹部色型與地理分布的關係。每一個圓餅圖中的黑色區域代表黑腹型，白色區域代表白腹型，而條紋區域代表花色型。扇形面積表示各色型的相對比例。

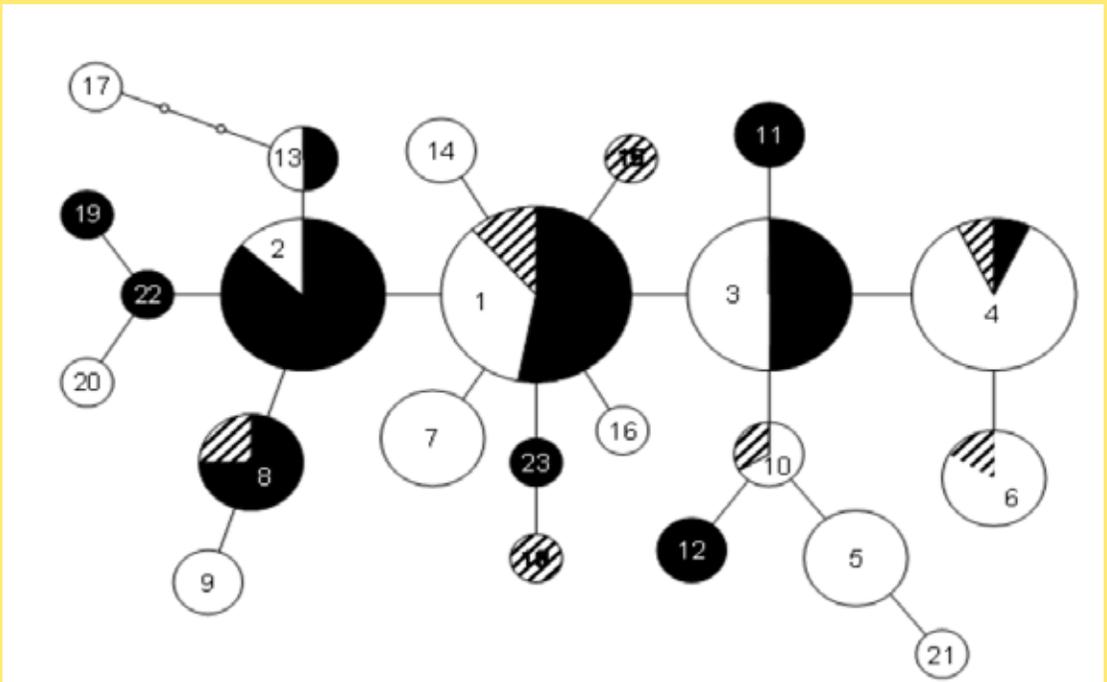


圖八、在台北外雙溪所發現的單眼紋眼鏡蛇 (*Naja kaouthia*)，原產於東南亞與南亞部分地區。



的中海拔山區，更多的是東蛇西放、或是西蛇東放，這些都可能使得東、西部眼鏡蛇族群的基因庫受到污染。更甚者，被放生的還包括部分進口自東南亞地區的眼鏡蛇（圖八），除了可能與本土種雜交產生基因污染外，還會因為被咬傷後不適用台灣眼鏡蛇的抗血清而對民眾的安全造成潛在威脅。

眼鏡蛇的食性龐雜，但鼠類仍是其主要食物。由於眼鏡蛇所棲息的低海拔丘陵地與平原的開墾地與草地環境，現今已少以鼠



圖七、網狀圖的分析結果各色型均共享大部分的基因單型，且中央的四個主要基因單型亦不具任何色形上的專一性。圖中的黑色區域代表黑腹型，白色區域代表白腹型，而條紋區域代表花腹型。

類為食的野生哺乳類與鳥類，因此眼鏡蛇已然成為此區域的最高階掠食者，是控制鼠類族群最重要的天敵。而在這些區域不論是雲嘉南平原或是花東縱谷，恰都是台灣的重要糧倉，眼鏡蛇其實默默地扮演著幫我們保護糧食收成的角色；這樣的角色一旦不存在，很難估計我們每年究竟要為鼠患所造成的糧食損失付出多麼巨大的代價。縱然有毒的眼鏡蛇可能會對人產生傷害，但隨著醫療資源的普及化，遭眼鏡蛇咬傷幾乎都能治癒，不致有生命危險，我們何不平等看待牠們的存在，並且珍惜這至少數萬年才演化而成的寶貴現象呢？

致謝

感謝謝伯娟、洪心怡小姐先後協助計畫的推行，並進行基礎的資料分析工作。感謝台北市立動物園林青峰先生對蛇類專業的保

定、捕捉、處理與測量工作，並感謝陳賜隆博士給予諸多專業意見。亦感謝台灣師範大學李壽先教授對實驗分析的指導，同時感謝林美珠小姐支援定序工作。本研究由農委會計畫支持：92農科-4.1.4-林-R1，與93AS-4.1.1-FB-e2。

延伸閱讀

林華慶，林思民。2005。台灣產眼鏡蛇（*Naja atra*）的色型變異與保育遺傳學。行政院農業委員會林務局。185頁。台北，台灣。



林華慶

台北市立動物園動物組組長

國立台灣師範大學博士，曾任農委會特有生物研究保育中心助理研究員。

研究興趣為：野生動物生態研究、蛇類生態及行為研究、瀕臨絕種之兩棲爬蟲類保育研究，以及溼地生態系與保育教育。



林思民

文化大學生命科學系助理教授

生於1971年，大學就讀於清大物理系，因參加賞鳥活動，誤入歧途，從此立志轉行攻讀生物領域。碩士班進入清大生科所就讀，師事曾晴賢教授，以淡水魚的分子演化為研究主題。博士班登上陸地研究爬行動物，師事台灣師範大學呂光洋教授，以草蜥之分類、生態與演化為研究主題。目前任教於中國文化大學生命科學系，實驗室仍以草蜥為主要研究工作。



保育夾縫求生的

台灣環頸雉

撰文／陳美惠·袁孝維·林曜松

攝影／張家豪（台南市野鳥學會）

台灣環頸雉 (*Phasianus colchicus formosanus*) 為台灣特有亞種鳥類，也是野生動物保育法公告之

珍貴稀有保育類野生動物。台灣環頸雉曾是台灣平原鄉野間常見的鄉土鳥類，但由於棲地消失與破碎化、過度捕獵、農藥污染，以及1960年代末期和1983年間進口非台灣亞種的個體飼養繁殖，迫使過去常見的台灣環頸雉，變成族群數量稀少的保育類物種。

台灣環頸雉的分類與分布

環頸雉屬於雞形目 (Galliformes)，雉科 (Phasianidae) 雉屬 (*Phasianus*)。雉屬分成兩個種，一為普通雉 (*P. colchicus*)，即俗稱的環頸雉，另一為局限分布於日本的

綠雉 (*P. versicolor*)，綠雉有3個亞種，而環頸雉則分31個亞種。環頸雉分為5大雉群，其中最大的分類群為東亞的灰腰雉群，含19個亞種，分布在中國大陸、韓國和中蘇交界處；而台灣環頸雉 (*P. c. formosanus*) 即屬這個分類群。環頸雉原產地為亞洲，北美洲及歐洲的環頸雉則為引入之外來種。

台灣環頸雉主要棲息於河邊蘆葦蔓延的地方，平原耕地如甘蔗、花生、地瓜等旱作地，以及低海拔大面積耕作之丘陵地。根據中華民國野鳥學會1972至2000年鳥類資料庫調查紀錄顯示，目前台灣地區僅在花蓮、台東及台南等地較容易目擊到野生環頸雉，其他地區則少有發現。

生活在甘蔗田裡的台灣環頸雉



台灣環頸雉的保育問題

一、棲地喪失、破碎化 與遺傳多樣性

台灣環頸雉主要棲息於低海拔的山坡地、甘蔗田、旱田及雜草雜林地等環境，由於近四十年來的開發利用，大面積棲地已日漸消失及破碎化。僅存的幾處環頸雉棲地，近年來也陸續成為國內工業、交通、教育及醫療等建設開發之場域，例如台糖的台南新市農場開發為南部科學園區、仁德沙崙農場闢建為台灣高鐵車站等。今日放眼所及，過去面積遼闊的甘蔗園已變身成為大學校區、大型醫院院區、工業區、科學園區、住宅區，或是已被各項交通建設切割。此外，甘蔗種植面積大量縮減，或改種其他短期性的經濟作物，讓環頸雉失去穩定安全的環境，使得棲地問題更是雪上加霜。

台灣三種大型雉科鳥類帝雉、藍腹鵝和台灣環頸雉，各自生活在不同海拔高度，其中帝雉通常棲息在中、高海拔山區的針闊葉混合林、針葉林及箭竹草原，藍腹鵝常棲息在低海拔至海拔2,300公尺山區森林之下層，而台灣環頸雉則大多在平地至山腳下之草原、旱田地帶活動。帝雉、藍腹鵝生活的區域大多位於國家公園及自然保護（留）區等保護區系統內，受到良好的保護，然棲息在開發頻仍的平原及低海拔區域的台灣環頸雉，在缺乏保護區的保護下，正逐漸由這片土地上消失。台灣環頸雉在棲地喪失、破碎化之後面臨的小族群及近親繁殖的問題，以及棲地破碎化的日漸嚴重，這些是否會影響



繁殖期的雄鳥會跳求偶舞以吸引雌鳥

族群的遷徙及基因的交流，有待評估。

二、外來亞種之基因污染與本土亞種辨識

根據實地訪談結果，在1960年代末期，由於台灣環頸雉野外族群量已漸稀少，捕捉不易，民間業者為發展狩獵活動、禽肉市場及羽毛加工產業，於是開始自美國進口毛色鮮艷，體型較大的非台灣亞種的個體。此外，台灣省政府於1983年間，提倡精緻農業，鼓勵並補助農民自國外進口經培育圈養之環頸雉品系，飼養為肉用。自1960年代末期外來亞種環頸雉的引進至今，外來族群已經在台灣存在有三十多年，期間有逃逸或被外放到野外的事件發生，外來亞種入侵問題，一直為外界所關心。

1989年野生動物保育法公告實施，其中環頸雉被列入珍貴稀有野生動物名錄，禁止飼養、販賣、加工及利用。此禁令對外來亞種環頸雉飼養業者造成衝擊，而台灣本土與外來亞種環頸雉之辨識基礎為何，也讓執法人員感到困擾，亟需建立外來與本土亞種環頸雉之型態判別方法。

台灣本土與外來亞種環頸雉外型如何分辨？

在亞洲地區因地理上的隔離，環頸雉型態呈現多樣化，雖未造成生殖上的隔離，然而在外型特徵及生活區域卻有明顯的不同。為瞭解台灣本土與外來亞種、東部與西部環頸雉型態差異以作為外型辨識之參考，我們以量測環頸雉雄鳥16處、雌鳥9處外部形質，應用形質分析方法進行探討。

研究結果發現外來亞種不論雄雌鳥在平均體重、頭長、頭寬、中趾長、喙長與喙寬六個形質，皆比本土亞種顯著較重或較長，雄鳥部分則另外有爪長與腳距二個形質呈現外來亞種較本土亞種平均長的情形。到底有那些型態特徵可以用來做為本土與外來亞種環頸雉型態差異的判斷形質？雄鳥可用體

重、喙長、喙寬、尾羽第十節斑紋寬等四個形質，雌鳥則可用體重、全頭長、頭寬、喙裂、喙長與喙寬等六個形質來做判斷。

台灣環頸雉族群遺傳結構與遺傳多樣性

保育環頸雉雖刻不容緩，但採取保育措施前應先行釐清下列問題：1. 外來亞種基因是否混於族群中，是否有雜交後產生滲入，滲入情形如何，哪些野外族群尚未遭受污染。2. 為保育台灣亞種基因庫，台灣本土與外來亞種環頸雉該如何鑑別。3. 該保育那些野外環頸雉族群，保育優先次序為何。本研究選擇以粒線體D-loop高變異區序列定序分析，探討台灣環頸雉本土與外來亞種基因型，各族群遺傳多樣性，以及瞭解族群間遺傳分化程度等遺傳訊息。

繁殖期的雄鳥緊緊跟在雌鳥身旁



一、台灣本土與外來亞種基因型之差異

長度464bp的環頸雉粒線體控制區序列位在粒線體控制區的區域Ⅲ (Domain Ⅲ)，24個變異位置皆為鹼基替換，沒有出現鹼基替代和鹼基缺失，表示序列的突變都是發生在較近期的時間內。由外來基因型P10和P13的地理分布顯示，台東池上及花蓮鳳林野生族群有外來基因型滲入情形，推測國外引進環頸雉人工養殖族群曾有自養殖場逃逸或是被人為野放到東部野外棲息地的事件發生。演化親緣關係樹中基因型P13和已發表的環頸雉序列（高麗雉）比對，發現兩者的序列一致，可視為環頸雉外來族群的基因型，而出現在台灣地區之基因型P13的環頸雉，應是當初引進台灣飼養的高麗雉亞種之後代，若以基因型P13

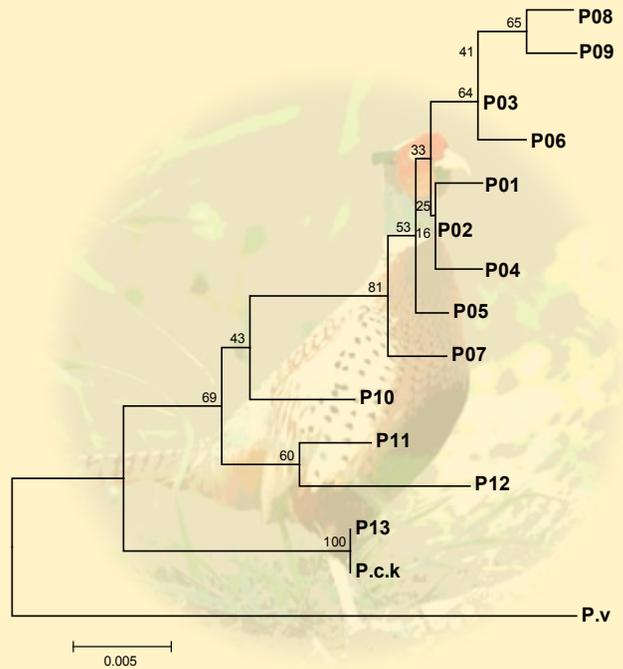


圖1.13個環頸雉基因型序列和已發表的高麗雉序列比較，並以綠雉當作外群，新建構之演化親緣關係樹發現：基因型P01~P09被區分為同一群；基因型P013和已發表的環頸雉序列為一群。

表1. 環頸雉各族群內的基因型分布

	N	基因型P												
		P01	P02	P03	P04	P05	P06	P07	P08	P09	P10	P11	P12	P13
台南善化	10	4	2									3	1	
台南善化	6	1	5											
台南新市	8	6	2											
台南山上	5	4	1											
台中清泉崗	16				13	3								
台東池上	15						13			1				1
花蓮鳳林	20	1		11				5	1		1			1
鹽水雉場	7										3			4
小港雉場	10										5			5

經分析長度464bp的粒線體控制區DNA序列，從24個變異位置發現台灣野外族群的基因型有13個，人工養殖外來環頸雉族群只有2個基因型（P10和P13）；出現在台灣西部的基因型（P01~P02, P04~P05）和台灣東部的基因型（P03, P06~P09）大致上有所區隔，值得注意的是墾丁社頂復育雉群，以及花蓮鳳林和台東池上等台灣野外族群中發現有外來環頸雉的基因型。

在野外族群中的頻率，可以得知外來環頸雉已入侵台東池上及花蓮鳳林野生族群的基因庫。基因型P01~P09在演化親緣關係樹中很明顯地被區分為同一群，顯示這些基因型間的關係密切，從粒線體DNA的變異位置，顯示這些基因型間相距只有1~4個突變，對照基因型的地理分布，這些基因型都只出現在野外族群中，而且和外來環頸雉的基因型差異較大，推測它們有可能就是代表台灣環頸雉族群的基因型。

二、台灣環頸雉各族群遺傳多樣性

台灣地區野外環頸雉族群中，台南、花蓮鳳林族群的遺傳多樣性指數算是高的，這其中有些是外來環頸雉的基因型造成遺傳多樣性的增加。墾丁社頂、台東池上及台中清泉崗環頸雉族群的族群內遺傳多樣性指數是所有族群中較低，其中墾丁社頂環頸雉復育族群的族群內遺傳多樣性指數最低，推測原因是當初進行台灣環頸雉復育計畫時的環頸雉種源來自個人捐贈，只有大約數十隻少數個體所致；台東池上族群樣本係為民眾盜獵

表2. 野外台灣環頸雉族群間的遺傳分化指標

	台南	台中清泉崗	花蓮鳳林	台東池上
N	29	16	20	15
No.haplotype	4	2	6	3
h	0.623 ± 0.059	0.325 ± 0.125	0.658 ± 0.096	0.257 ± 0.142
π	0.00557 ± 0.00175	0.00140 ± 0.00054	0.00702 ± 0.00228	0.00431 ± 0.00294
台中清泉崗				
Da	0.00216 ± 0.00115			
Dxy	0.00568 ± 0.00117			
Nst	0.38032			
Nm	0.81			
花蓮鳳林				
Da	0.00138 ± 0.00159	0.00237 ± 0.00132		
Dxy	0.00775 ± 0.00155	0.00662 ± 0.00125		
Nst	0.17802	0.35742		
Nm	2.31	0.9		
台東池上				
Da	0.00436 ± 0.00187	0.00498 ± 0.00162	0.00196 ± 0.00208	
Dxy	0.00936 ± 0.00178	0.00787 ± 0.00143	0.00770 ± 0.00200	
Nst	0.46532	0.63254	0.25507	
Nm	0.57	0.29	1.46	

估算台灣本島六個環頸雉族群的族群內遺傳多樣性指數發現：墾丁社頂、台東池上及台中清泉崗族群的族群內遺傳多樣性指數較低，另分析台灣野外四個環頸雉族群的族群間的遺傳分化指數和基因交流程度顯示：族群間遺傳分化指數最低與基因交流程度最高的族群是台南和花蓮鳳林族群

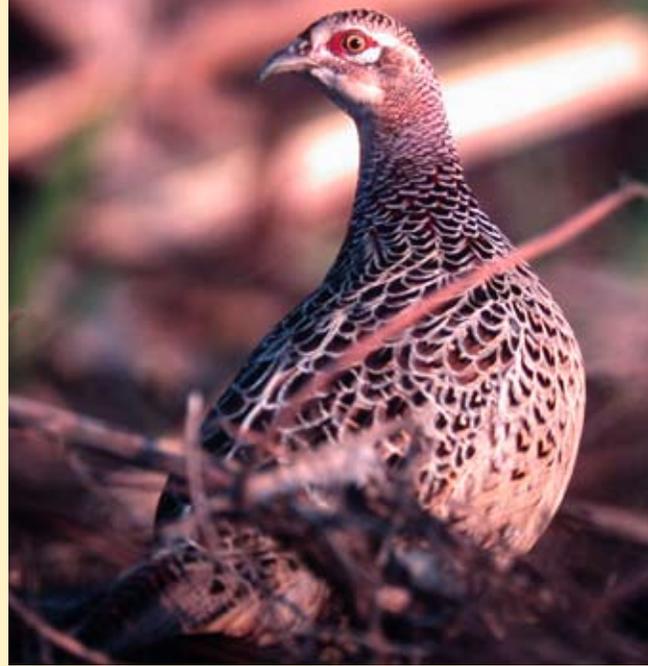
遭取締沒入之個體，分析樣本可能多來自鄰近或相同家族；至於台中清泉崗族群推測則為小群所導致。

三、台灣環頸雉族群間遺傳分化

台東池上族群和花蓮鳳林族群間的遺傳分化指數低，這與二者地理位置較為鄰近有關。花蓮鳳林族群和台南族群之間有很高的關聯性，從地理親緣關係的角度卻無法解釋這個結果，花蓮鳳林和台南族群間似乎有絕佳的基因交流管道，而且並不經由兩者之鄰近族群（台中清泉崗和台東池上族群）間的基因交流或擴散就能達成，在自然狀態下花蓮鳳林和台南族群間發生頻繁的基因交流似乎不太合理，加上花蓮鳳林族群中還出現有外來環頸雉的基因型（P11和P13），所以這兩個族群間的基因交流很可能源於人為因素。西部或外來環頸雉可能被人帶到東部去飼養，逃逸到野外的個體存活下來並繁殖後代，因此，花蓮鳳林和台東池上族群中才會出現有外來環頸雉的基因型，甚至台灣東部和西部環頸雉族群間的基因交流指數比台灣西部（台南和台中清泉崗）的族群間基因交流指數還要高。

台灣環頸雉保育之建議

1. 形質測量分析之研究結果顯示，台灣本土與外來亞種環頸雉族群在型態上存有可辨識之差異形質，可做為本土與外來亞種環頸雉型態辨識之參考依據。
2. 台灣環頸雉各族群間，在部分型態上雖無明顯之區隔，但未來仍可藉由粒線體控制區高度變異區的DNA序列（Domain III）之基因型分析，做為各族群間之識別基礎。
3. 台中、台南、台東及花蓮各野外雉群及外

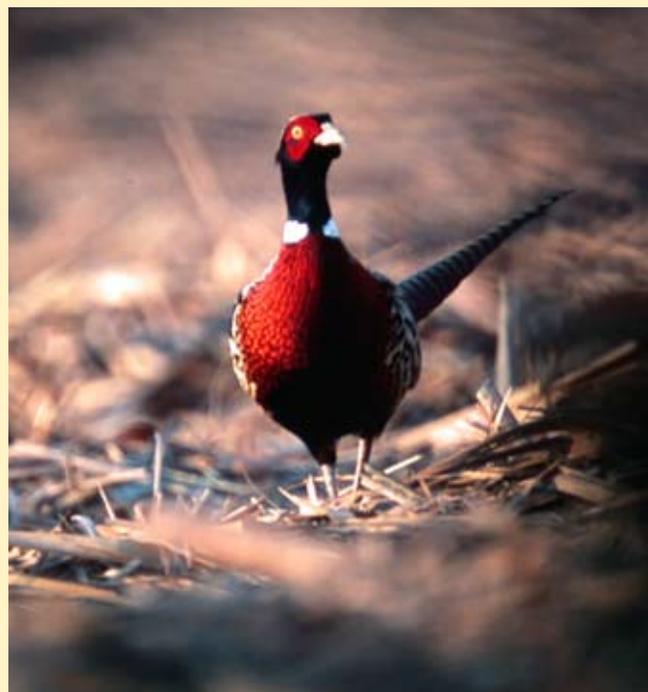


台灣環頸雉雌鳥

來環頸雉，皆有不同之基因型分布，未來進行原生環頸雉族群保育或人工復育計畫挑選種源族群時，可利用外部形質分析結果及粒線體DNA基因型，做為環頸雉各原生族群或外來族群的個體辨識。

4. 由於台中清泉崗族群是各分析樣本中，惟

台灣環頸雉雄鳥





振翅高飛的台灣環頸雉雄鳥

一未發現有外來基因型之族群，但因族群量低，加上空軍單位為維護飛航安全及國際機場闢建等理由，刻正面臨生存之困境，保育主管機關應儘速與空軍總部及相關單位協商，採取適當之種源保育措施。

- 5.台灣地區各野外族群皆有其特有基因型，基於保育台灣環頸雉遺傳多樣性，各族群都有保育之必要，並以就地保育為宜。
- 6.保育主管機關應與台灣糖業公司等土地管理機關協商合作，以維護台南善化、台東池上、花蓮鳳林等三處主要環頸雉族群分布地之棲地完整性，避免該區域土地開發，並儘量維持原有之耕作方式。
- 7.行政院農業委員會林務局推動之平地景觀造林政策，可配合台灣環頸雉保育工作，為面臨棲地日漸喪失及破碎化的環頸雉，營造適合之棲地環境。
- 8.台灣環頸雉原生族群主要分布在花蓮、台東及台南地區的台糖蔗園，加上生性害羞、行蹤隱秘，一般民眾要目睹並不容易，因此，花蓮、台東及台南三地的野鳥學會應可善用鳥類生態觀察及環境解說專

業，發展台灣環頸雉生態旅遊活動，除了讓更多民眾關心台灣環頸雉保育，也讓台糖土地轉型利用能同時兼顧生活在蔗園環境中本土生物的保育的責任。

- 9.由於環頸雉常出沒在農作區，並會啄食農作物，因此時有被毒害及獵殺之情形發

即將降落在甘蔗田的台灣環頸雉雄鳥



生，此外，非法狩獵也是環頸雉面臨的生存壓力。為改善農民與環頸雉的關係，並阻止非法獵殺，可結合政府、企業及民間力量，藉由與農民簽訂合作契約或推動社區保育方式，鼓勵民眾參與環頸雉保育，引導社區發展生態旅遊產業，以改變農民及獵人對環頸雉的態度及利用方式。



獵人正在台灣環頸雉活動的路徑上放置獸夾

延伸閱讀

陳美惠。2004。台灣環頸雉型態變異及遺傳多樣性之研究。國立台灣大學森林學研究所博士論文。92頁。

陳美惠、袁孝維、林曜松。2004。台灣地區環頸雉遺傳組成多樣性和族群遺傳結構。國立臺灣大學生物資源暨農學院實驗林研究報告 18 (2) :65-75。

陳美惠、袁孝維、林曜松。2004。台灣本土與外來種環頸雉族群形質測量分析。

國立臺灣大學生物資源暨農學院實驗林研究報告。18 (1) :41-50。

葉玉玲。2003。環境因子、結群及警告叫聲對台灣環頸雉警戒行為的影響。國立臺灣大學動物學研究所碩士論文。

葉玉君。2004。花蓮兆豐農場台灣環頸雉活動範圍、活動模式與棲地利用之研究。國立台灣大學生態學與演化生物學研究所碩士論文。

獵人誤踩獸夾而導致腳斷的台灣環頸雉雄鳥



台灣大學森林學研究所博士，曾任職於國立鳳凰谷鳥園、行政院文化建設委員會及農委會林務局，自台大森林學研究所取得博士學位後，轉而投入教職，任職屏東科技大學森林系，教授保育生物學、外來入侵物種防制與管理、生物多樣性實務、棲地營造、遊憩規劃、社區林業等等科目。



生長於台南縣農村家庭的美惠老師，從小就跟隨父母在田裡耕作，依循四季的更迭操持農事，除了上學之外，她的年少時光大多是在田間度過。鄉間的成長歲月，深深影響了她的性格及志向，連她所進行的台灣環頸雉研究、社區林業研究，都和農村息息相關，深切反映出農村文化中自然與民

生緊密交織的特質。

美惠老師親切而隨和，對於生態保育的實踐和推廣，是她長久以來不變的堅持。由公職轉任教職後，美惠老師同樣灌注心力，投入生物多樣性的保育與教育工作。對於保育與推廣生物多樣性的追求、與社區營造共生共榮的社區林業，是她主要的研究領域；她也常利用課餘時間深入社區，催生在地社區的保育行動。

貼近社區，讓她深刻體會出大學專業對社區發展之重要性，同時也瞭解民眾對專業下鄉之期待。美惠老師希望能與一群志同道合的夥伴們共同為社區服務，讓保育的種子早日在台灣基層社會紮根。

讓生物多樣性的重視與實踐成為全民運動，是美惠老師最深切的盼望。

陳美惠

國立屏東科技大學森林系助理教授



外來種與本土種的相遇——

畫眉與台灣畫眉 的雜交

撰文／李壽先、姚正得

攝影／姚正得、李壽先

春

天的清晨，臺灣低海拔山區樹林邊緣的灌叢間，常傳來悠揚而婉轉多變的畫眉鳴聲，這是雄性畫眉在生殖季用來宣告領域與求偶的歌聲；至少在一千年前的宋朝，中國人便因深愛畫眉悅耳的歌聲，而普遍飼養畫眉，詩人歐陽修便曾寫下一首畫眉詩：「百轉千聲隨意移，山花紅紫自高低，始知鎖向金籠聽，不及園林自在啼。」

中國人對畫眉的喜好，並沒有隨時光而改變，在中國大陸任何城市的公園，清晨時總是聚集了相當數量的畫眉愛好者，將他們所飼養的雄畫眉掛在樹叢間，大家一起品評競鳴的畫眉；而這份對畫眉的熱愛，更隨著中國人的移居海外，使得畫眉成為全球華人社會最受歡迎的寵物鳥，在新加坡或者是孤懸太平洋中的夏威夷群島，畫眉甚至已逸出籠中，在當地建立起族群。

在傳統的分類系統中，畫眉（*Garrulax canorus*）被區分為三個亞種，其中廣範分布於中國華中、華南以至中南半島北部的指名亞種（*G. c. canorus*），便是一般廣為飼養的畫眉，體長約23公分，全身羽色主要為棕褐色，眼圈白色，白色過眼線由眼上方向後延伸，這項特徵正是畫眉中名的由來。僅

分布於海南島的海南亞種（*G. c. owstoni*）在羽色上與指名亞種極為近似，也有極明顯的白色過眼線，但是在體型上略小些。而臺灣本土的特有亞種（*G. c. taewanus*）則與前兩者有極顯著的差異，並無畫眉據以命名的白色過眼線，而全身羽色也偏橄欖褐色，這些外部型態上的差別，也許正是英國鳥類學家史溫侯（R. Swinhoe）於第一次對西方科學界描述臺灣畫眉時，將它命名為一獨立種（*G. taewanus*）的原因吧。

臺灣的畫眉（臺灣畫眉）除了在形態上與指名亞種（畫眉）有所區別外，在雄鳥的歌聲上也有顯著的差別；雖然所有亞種的雄性畫眉都是歌聲婉轉多變、學習能力強、能模擬其它鳥類的叫聲、甚至環境中其它的噪音，但是臺灣大學動物研究所的杜曉葳與中央研究院生物多樣性中心的劉小如，在比對畫眉與台灣畫眉雄性的鳴唱聲譜後發現，畫眉的歌聲遠較臺灣畫眉更為繁複多變，這印證了民間畫眉愛好者的心得：畫眉要比本土臺灣畫眉更善於鳴唱，也就是因為對畫眉歌聲的偏好，自兩岸的局勢在1970年代末期略為趨於緩和後，畫眉便透過各種合法或非法的管道輸入臺灣，充斥於全臺各地的寵物店，一直要等到CITES在2002年將畫眉列入

雲南省昆明市的圓通山公園的清晨，聚集了來遛畫眉的人群。



附錄二的保護物種，政府並依此管制畫眉的進口後，一籠籠畫眉在鳥店裏大量販售的景象，才在臺灣的街頭消失。而這將近三十年來的畫眉飼養熱潮，也使得本來就處於高度獵捕壓力的臺灣畫眉，間接面臨了另一項生存的威脅，那就是與畫眉的雜交。



研究者手中的台灣畫眉

畫眉雜交所衍生的問題

自從畫眉大量自中國大陸引進臺灣後，賞鳥者便開始在野外觀察到疑似臺灣畫眉與畫眉雜交所產生的個體。有些個體的羽色雖然近似臺灣畫眉，卻有或長或短的白色過眼線；也有些個體羽色看似畫眉，卻不具明顯的過眼線。其實鳥類的雜交在自然界中並不罕見，根據美國普林斯頓大學鳥類學家格蘭特（Grant）統計，在全世界九千多種鳥類中，大約百分之十在天然狀況下會發生異種雜交的現象，例如加拉巴哥群島上不同種的達爾文芬雀間，便經常發現雜交的個案。雜交對生物個體的適度（包括生殖力與生存力）來說，在特定的狀況下有可能帶來正面的效益，例如物種可藉由雜交引入有利於特定環境下的性狀，進而提高其個體的適度（雜交優勢，hybrid vigor），而提供生物演化上適應環境變遷所需要的嶄新素材，甚至可因此而產生嶄新的物種（雜交種化，hybridization speciation）。然而，在大多數的狀況下，雜交卻對生物個體的適度是有害的，雄馬與雌驢雜交後，產下不孕的騾便是一個廣為人知的例子，雖然騾的個性溫馴，並且體健耐勞，深受人們喜愛，但騾並不具

生育力，無法繁衍下一代。除了雜交不孕（hybrid sterility）外，雜交的個體也可能在發育的過程中遭遇困難，而有較高的死亡率，即使能發育成健康的成體，也可能對環境的適應較差，而有較低的存活率（hybrid inviability）。

隨著近年來因人類活動所造成的棲地類型改變、棲地片段化以及外來種的引進，使得本來沒機會彼此接觸的物種發生雜交的機會大為增加，而使雜交成為保育上所關注的焦點之一；大規模的雜交，可能因為雜交子代產生雜交不孕與存活率下降等現象，進而導致族群數量下降，甚至滅絕；然而雜交在保育所造成的問題並不僅於此：雜交後代的適度並未下降，卻可能因為雜交子代（F1）與在地物種的回交（back cross），使得外來物種的基因組成，進入在地物種的基因庫中（遺傳滲漏，genetic introgression, BOX 1），造成在地物種經長期天擇汰選下，所產生的演化獨特性（evolutionary identity）因而消失，這種因外來種與本本土物種所形成在遺傳上的物種滅絕（genetic extinction）危機，在鳥類中並不罕見，例如綠頭鴨（mallard, *Anas platyrhynchos*）為人類所飼養的家鴨之種源，是廣泛繁殖於歐亞大陸及北美洲北部的鳥類，由於人類的活動，綠頭鴨被引進到許多其原先並不分布的地區，並與當地特有的鴨類如紐西蘭的紐西蘭灰鴨（New Zealand Grey Duck, *A. superciliosa superciliosa*）、夏威夷的夏威夷鴨（Hawaii Duck, *A. wyvilliana*）及美國佛羅里達半島的斑點鴨（Florida Mottled Duck, *A. fulvigula*

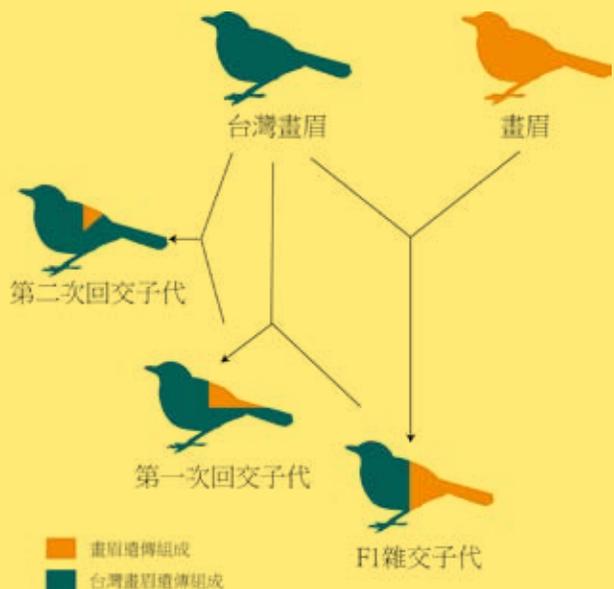
fulvigula) 發生雜交與遺傳滲漏的現象，進而導致這些局限分布的特有鴨類的野外族群中形態近似綠頭鴨的個體日益增多，而有絕種之虞。由於每一物種的基因體組成，都是漫長歲月裡種種演化因子決定下的特有組合，而演化的歷史進程是無法重覆的，因此當一個物種的演化獨特性被物種間的遺傳滲漏打破後，便無法還原，所以近年來在保育上的一項重要任務，便是維護物種的演化獨有性，盡力避免物種的演化進程受到不必要的人為干擾。

自從1970年代疑似雜交的畫眉個體在臺灣陸續被發現後，畫眉的雜交問題便普遍受到觀鳥界與保育人士的關注，在1988年我國頒布野生動物保育法時，便因為雜交問題而將臺灣畫眉列為第三類保育類動物，而取得法律特殊保護的地位；儘管臺灣畫眉因雜交所衍生的保育問題深受政府重視，但我們對這兩類畫眉在野外雜交的狀況卻仍然所知有限，我們不但不清楚第一代雜交子代是否具有不孕性，我們也不知道這些雜交子代是否有個體適度下降的現象，甚至對目前雜交產

BOX 1 遺傳滲漏

當兩個物種（或地理族群）的雜交子代，與親本物種進行交配（回交 backcross），並產下可孕子代時，便會將其中一個親本物種的部份遺傳組成（基因體），引進另一個親本物種的族群中，這稱為遺傳滲漏（genetic introgression）。

由於與親本不斷地回交，會使得雜交個體的形態特徵越來越趨近於親本物種，因此因物種雜交所造成的遺傳滲漏，很難僅憑生物的外部形態特徵加以推斷。但是根據個體的遺傳性狀，我們可以量化的方式，來評量一個個體是否為物種間雜交或者是回交所產生的子代，並進一步了解其遺傳滲漏的程度。舉例來說，第一代雜交子代的遺傳組成，有一半來自父系的親本物種，另一半則來自母系的親本物種；若第一代雜交子代與親本物種回交，產下的子代則擁有兩個親本物種部份的遺傳特徵（各別為四分之一即四分之三），隨著這些子代不斷地進行回交，則來自兩個親本物種遺傳組成的比例也會隨著發生變化。藉由在不同程度的雜交下，子代的遺傳組成中，來自兩種親本物種的不同比例，我們便可將個體在許多遺傳位點的基因型數據，以統計的模式來判定該個體是純種的親本物種，或者是在不同程度雜交下所產生的子代。利用這個方法來估算族群中因回交所產生的雜交個體比例，便可評估遺傳滲漏的嚴重程度。





雲南省昆明市的花鳥市場中一籠籠等待販售的畫眉；類似的場景在幾年前台灣的鳥店中也常見到。

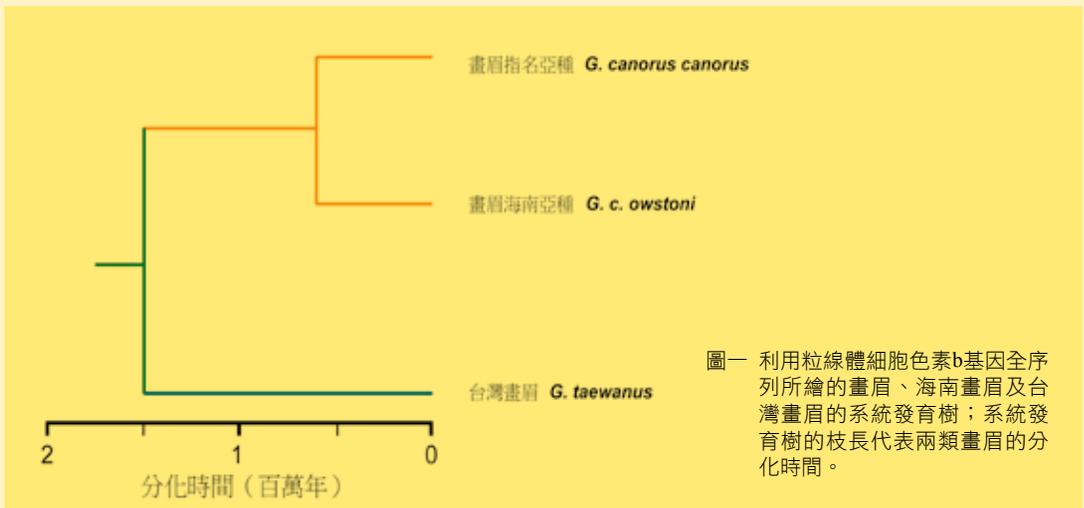
生的畫眉在野外的分布與數量，也近乎一無所知。由於我們對畫眉的雜交生物學還相當缺乏瞭解，所以並無法根據雜交畫眉在生態上與行為上的知識，準確地評估畫眉與臺灣畫眉的雜交對保育工作的影響。

基於對臺灣畫眉雜交問題的關注，我們在2002年起試著展開蒐集臺灣畫眉的生物學基礎資料的先期工作。然而卻發現，即使臺灣畫眉被列為法定的保育類動物已經多年，在野外卻依然承受著極高的獵捕壓力，雖然我們在臺灣中部的郊山，不斷發現正在繁殖中的臺灣畫眉鳥巢，但是在雛鳥能成功離巢前，大多便連窩一起消失，我們認為這些巢應該都是連窩帶幼雛一起被獵捕臺灣畫眉的獵人所取走。這樣的獵捕壓力，使得原先希望能利用野外觀察來瞭解畫眉雜交是否會產生雜交子代，或是雜交子代個體適度下降的現象，成為一種不具可行性的作法。即使不能在野外直接觀察畫眉的生態與行為，以及與畫眉雜交的部分問題，我們還是可以藉由適當運用分子遺傳標記，而對這些問題獲得一定程度的瞭解。

分子遺傳標記在畫眉演化方面的應用

所謂的分分子遺傳標記，便是利用生物細胞內的去氧核糖核酸（DNA）序列在物種、族群甚至個體間的差異，作為辨識的依據。生物細胞中由DNA所構成的基因體（包含體染色體所構成的核DNA以及胞器特有的DNA組成），會隨著時間不斷地累積突變，當兩個族群的成員因為某些因素（例如地理阻隔）而無法彼此交換，兩個族群內的個體就會開始累積各自的DNA突變，而形成兩個族群間的遺傳差異（遺傳距離，genetic distance），這樣的差異會隨著兩者隔離的時間增長而增加（這就是所謂的「分子鐘概念」，molecular clock concept）。分子鐘指針的跳動速度有多快呢？以鳥類粒線體的細胞色素b基因為例，每百萬年的隔離時間，可以使得兩個族群累積達百分之二的DNA序列差異（圖一）。所以利用DNA序列的證據，我們便可以依據族群（甚至物種）間DNA序列上累積的突變，來估算兩個族群間的交流中斷的時間長度。

由於雜交個體適度下降的多寡，通常與發生雜交類群之間分化時間的長短有關，於是我們便可藉由計算粒線體細胞色素b基因序列在畫眉與臺灣畫眉間的差異，來判斷這兩群在羽色上可以明顯區分的畫眉，在漫漫的演化長河裡，彼此間交流中斷的時間大約有多長。為了回答這個問題，我們透過各種合作管道，在臺灣、中國大陸與海南島，分別對三個畫眉亞種進行血液及組織樣本的收集工作，然後在實驗室中對來自超過上百隻畫眉或臺灣畫眉個體的完整粒線體細胞色素



b基因（共計1143核苷酸對）進行DNA定序的工作。分析結果發現，每個亞種的個體都有牠們那個類群所特有的DNA序列，在計算過三個亞種間的遺傳距離後發現，臺灣畫眉與畫眉及海南畫眉間有平均達百分之三之三的DNA序列差異，如果以常用的鳥類粒線體細胞色素b基因分子鐘（兩段DNA序列間每百萬年累積百分之二的序列差異）來加以推估，臺灣畫眉與其它畫眉共同祖先的分隔時間約在一百五十萬年前。這項結果顯示，儘管由於海平面的下降，臺灣與中國大陸間在過去反覆出現的冰河期（在過去一百萬年間，地球共發生十到十一次的冰河期）中，陸地曾多次相連成一片，臺灣畫眉與畫眉的祖先，顯然並沒有因此而發生族群交流，因此目前臺灣畫眉與畫眉在演化上的獨立性，可能正因為人為因素所造成的雜交而中斷。

根據北美洲鳥類的研究發現，許多在演化關係相近的物種，其間遺傳距離常常小於百分之二，所以畫眉與臺灣畫眉間顯著的羽色差異，與其高達百分之三之三的DNA序列差異，都足以讓我們依據現代的分類學理論，將臺灣畫眉視為一個有別於畫眉的獨立種，由於鳥類不同種間，常需要幾百萬年甚至上千萬年的分化歷史，才足以產生生殖隔離機

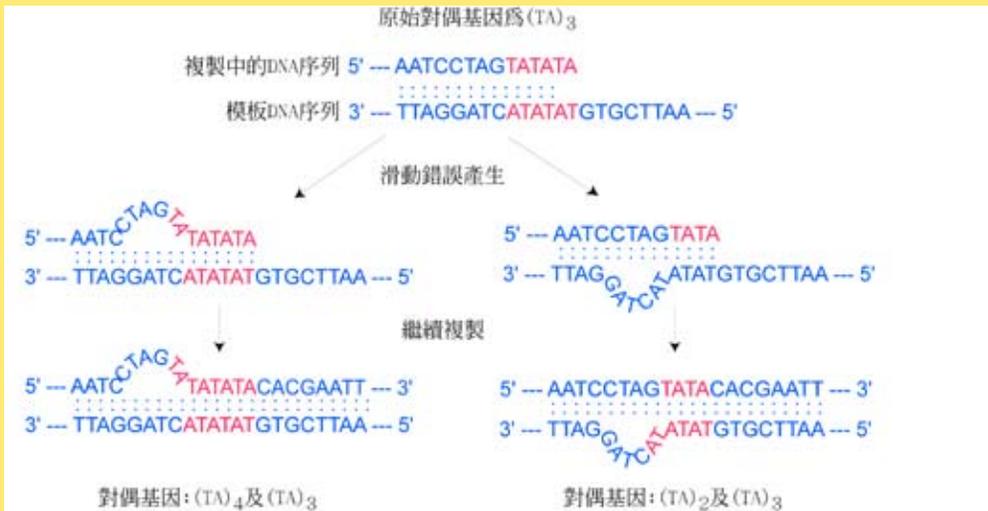
制，因此臺灣畫眉與畫眉間的雜交後代，很可能具有一定的生殖力，這將使得臺灣畫眉與畫眉間的雜交，成為一個在臺灣保育上更為棘手的問題。

雖然我們可以利用臺灣畫眉與畫眉間超過百分之三的粒線體DNA序列差異，作為區分兩者以及判斷雜交個體的依據，但是由於粒線體DNA僅能藉由母系遺傳到下一代（因為在受精時僅不含粒線體的精子頭部融入卵子），所以粒線體DNA的序列無法用於檢測由雄性畫眉與雌性臺灣畫眉所產下的雜交子代；而另外一個不利於粒線體DNA作為檢測鳥類雜交分子標記的原因，則是所謂的哈定原則（Haldane's rule）：英國遺傳學家哈定（J.B.S. Haldane）指出，雜交子代中較容易產生個體適度下降的性別，是有兩條相異性染色體的異配性別（例如人類雄性具有XY性染色體；鳥類雌性則具有ZW性染色體），因此，如果哈定原則也適用於臺灣畫眉與畫眉的例子，則雌性雜交子代會因適度較低而不易在野外存活或繁殖，所以使用粒線體DNA序列為標記，可能就無法檢測到雌性畫眉與雄性臺灣畫眉所產下的雌性雜交子代。這些理由都使我們認為還需要粒線體DNA之外的遺傳標記（藉由兩性遺傳的

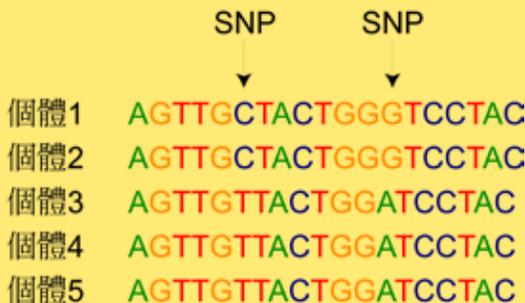
BOX 2 遺傳標記

個體與個體、族群與族群、乃至物種或更高位階的分類單位間，都可以觀察到不同程度的差異。這種差異也存在於分子的層次上（如DNA或蛋白質序列），遺傳距離愈遠（關係愈遠）、則差異愈大，其相關的研究即屬於分子遺傳學的範疇；依所觀察的分子性質或檢測方法來分類，許多分子遺傳標記應運而生。目前被較多應用於保育研究上的分子標記包括粒線體DNA（請參考第91頁〈時光倒流〉一文）、微衛星體（microsatellite）、SNP及 AFLP等，以下僅就微衛星體與單核苷酸突變作簡單介紹。

微衛星體（或稱為微隨體）：生物的基因體中零星散佈著由重複某種核苷酸序列單元所構成的DNA序列，比如說重複n次TA這種核苷酸排列的片段（簡寫為(TA)_n）。由於重複性的DNA片段在DNA複製的過程中特別容易產生滑動錯誤（如圖），而產生重複次數增加或減少的突變，因此微衛星體通常具有異常高速的突變率，造成在族群內有高度的基因型多樣性，使得微衛星體成為法醫鑑定或族群生物學經常使用的分子工具，用以鑑定個體、判定親子關係、或探討基因交流等現象。



SNP：基因體內大量的位點存在著DNA序列的單核苷酸突變，這些位點可以用來比較個體、族群、甚至物種間的差異，是最新近的一種分子遺傳技術，其優點為突變的機制單純（相對下微衛星體的突變機制更為複雜）。但對野生生物而言，此技術的發展成本更為昂貴，因此目前應用仍不普遍。





在台灣各地所捕獲的雜交畫眉個體，照片中的個體都帶有部分的畫眉羽色特徵，例如白色過眼線，或者白色眼圈。

核DNA標記），例如微衛星體多型性（microsatellite polymorphism）及單核苷酸多型性（single nucleotide polymorphism, SNP）（BOX 2），來偵測畫眉間的雜交。

如何使用分子遺傳標記探究畫眉雜交

我們在2001年自畫眉發展出12個多型的微衛星體基因座，其中有三個基因座在兩種

畫眉間呈現高度分化；在2003至2004年間，我們又發展單點核酸多型性（single nucleotide polymorphism, 簡稱SNP）來檢測兩種畫眉的雜交。單點核酸多型性是一種非常晚近才發展出來的一類遺傳標記，由於通常需要標的物種大量的遺傳資訊來發展適用的SNP標記，所以目前國際上將SNP應用在野生物方面的研究還不多見。我們篩檢了部分台灣畫眉的基因文庫後，發現兩種畫眉的核DNA存在相當數量的單點核酸變異，因此我們便近一步發展出5個可用來區分兩種畫眉的SNP標記。我們運用這8個核基因座，對55隻來自大陸各地的畫眉以及68隻臺灣畫眉（含9隻外部羽色疑似雜交個體）的樣本進行微衛星體及SNP基因型的判讀工作，將結果進行比對分析後（方法見BOX 1），發現疑似雜交子代的臺灣畫眉個體中有7至8隻（根據分析方法的不同），應屬畫眉與臺灣畫眉雜交後所產生的子代；而59隻在野外根據羽色判定為台灣畫眉的個體，則有3到4隻在遺傳特徵上屬於雜交的個體。

在我們所篩檢的台灣畫眉中，超過百分之十五為雜交個體，由於這兩種鳥在野外並沒有正式配對與繁殖的觀察記錄，我們的結果可以算是第一次對畫眉的雜交提供了科學證據。值得注意的是，所有發現的雜交個體都有很高的機率被判定為雜交第二代（F2雜交），或者是雜交個體與台灣畫眉回交所產下的子代，換句話說，我們的遺傳資料顯示，兩種畫眉雖然已經分化了一百五十萬年，但兩者間在生理上的生殖隔離機制並未完全形成，雜交的子代至少部份具有生殖能力，這將對本土畫眉的保育造成較大的衝擊，更糟糕的狀況是：在利用粒線體DNA

序列作進一步的檢測後發現，有三隻雜交個體攜有畫眉的單套型，這項結果暗示著哈定原則極可能並不適用在畫眉，也就是說雜交所產生的個體不論雌雄應該都至少具有部分生殖能力，這將使得雜交對臺灣畫眉族群的衝擊更形劇烈。

保育建議

即使遺傳的數據並無法完全回答與畫眉雜交相關的所有問題，但種群的跡象顯示，我們對畫眉雜交的目前狀況，實在無法抱持樂觀的態度：我們的研究結果顯示，兩種畫眉在野外遺傳滲漏的情形已經相當明顯；畫眉遺傳因子的滲入，已經無法全然藉由羽色特徵而加以區別；而名列CITES附錄的畫眉也還以各種管道持續輸入臺灣；更糟的是，有傳言指出，為了規避野生動物保育法，有人蓄意野放畫眉以產生雜交的子代，這種種資訊，都指出臺灣畫眉受到與外來種雜交的威脅正在惡化中。

我們認為雖然有相當多的台灣畫眉生活史與其他相關野外資料仍待長期積累，然而臺灣畫眉的保育，卻無法等待所有資訊齊備，才採取行動，應當儘速取得部分資訊，以盡速擬定適當的保育策略；其中當以瞭解畫眉與雜交個體在臺灣的地理分布與出現的頻度為最優先；因為，如果兩者在野外的分布還不太分散的話，將畫眉與雜交個體移除也許不失為一個有效避免臺灣畫眉族群最終因雜交個體充斥、而喪失其演化獨立特質的策略。除了移除畫眉與雜交個體外，也可考慮藉由減少目前畫眉的輸入數量，來減緩目前野外兩種畫眉的雜交之勢。基於畫眉在文化上的重要意涵，我們並不認為全然禁止畫

眉的輸入是可行的方案，但是由於雄性畫眉的價格高昂，人們隨意野放的機會不高，所以也許可藉由限制雌畫眉的進口，來減少畫眉逸出的數量，進而避免與臺灣畫眉在野外雜交的機會。雖然畫眉無法僅憑外部形態判定性別，但目前分子鑑定可藉由來自一根羽毛或一滴血的DNA作性別鑑定，因此限制雌畫眉的進口應是值得考慮的可行畫眉保育方案之一。

儘管與亞洲大陸之間百萬年來已經幾度滄海，臺灣畫眉年復一年地在臺灣的山林吟唱它的生命之歌，只是因為我們的疏失，臺灣畫眉的未來已經蒙上了一層陰影，縱使春天還是會年年依時造訪我們的山林，但我們現在如果不採取適當的保育行動，若干年後，我們的子孫是不是還能在林間聽到這臺灣獨有的生命啼鳴呢？

延伸閱讀

- Allendorf, F. W., R. F. Leary, P. Spruell and J. K. Wenburg, 2001. The problems with hybrids: setting conservation guidelines. *Trends in Ecology and Evolution* 16: 613-622.
- Li, S.-H., J.-W. Li, L.-X. Han, C.-T. Yao, H. Shi, F.-M. Lei, and C.-W. Yen. Species delimitation in the Hwamei (*Garrulax canorus*). *Ibis*, 148: 698-706.
- Anderson, E.C. and E.A. Thompson, 2002. A model-based method for identifying species hybrids using multilocus genetic data. *Genetics* 160: 1217-1229.



李壽先

國立台灣師範大學生命科學系副教授

自大學時期即積極參與賞鳥活動，因而對鳥類生態及行為產生濃厚興趣。就讀東海大學生物學研究所碩士班時，以綠繡眼的繁殖生物學及度冬結群行為做為論文題目，其後赴美國紐約州立大學，以分子標記研究鳥類合作繁殖行為，獲得博士學位；返台任教前則於美國自然史博物館擔任博士後研究員，進行鳥類親緣地理的研究工作。李壽先與他的研究生們的研究主題，集中在使用分子遺傳標記，以探討鳥類及其他生物類群的演化生物學，包括物種形成、族群分化、行為、生態與保育等問題。



姚正得

行政院農委會特有生物研究保育中心動物組

現任鳥類研究室助理研究員，同時也在國立成功大學生命科學系研究所博士班進修。他是位長得很像貓頭鷹的鳥人，也是個看鳥長大的孩子。因喜愛鳥而與鳥會結緣；因無法割捨對鳥類觀察與研究的興趣，而投入能將工作與興趣結合的職業。目前，專注於收集台灣鳥類的生活史基礎資料；負責特有生物中心鳥類標本典藏業務，包括毛皮標本、鳥巢及鳥蛋標本，以及遺傳物質收藏庫的建置；執行青背山雀和藪鳥行為生態研究，以及繡眼畫眉遺傳多樣性研究。對於部分在分類學上仍存有爭議的複合種群，則分別與國內及國外學者合作，探討台灣畫眉、深山鶯及小翼鶉的分類和地理親緣關係。



時光倒流——從遺傳多樣性推估

黑面琵鷺

歷史族群數量

撰文／楊愷樂、李壽先

攝影／姚正得

生物技術在保育生物學上的應用

保育生物學自1980年代奠基以來，即是一門危機科學，其目的就是試圖挽救近年因人類活動所導致物種加速消失所造成的危機。以國際自然保育聯盟IUCN（World Conservation Union）所編纂的紅皮書為例，全世界九千多種鳥類中，即有約四百種被歸類為受威脅或瀕危的物種，其他生物類群中，同樣有高比例的物種面臨滅絕危機。雖然保育的意識在全球愈來愈普及，但全球人口的增加與對自然資源的需求日增，因此生物所面臨的生存壓力依然有增無減，然而世界各國政府所能投注在保育上的資源相當有限，並無法滿足目前保育上的全面需求，因此在有限的資源下，對物種保育制定優先順序，並針對不同物種的狀況採用不同的保育措施，才能以有限的資源，有效率地達成保育目標。

英國生態學家Couley曾指出，生物的保

育有兩大目標，第一，針對瀕危的小族群進行管理，以避免因環境或族群數量的隨機波動，或者是小族群內的近親衰退（inbreeding depression）導致小族群的滅絕；第二則是針對族群下降的原因採取適當作為，以逆轉族群下降的趨勢，避免物種陷入瀕危的處境。而Couley認為後者可避免一旦物種成為小族群後，經營管理的昂貴費用與保育成果的成敗難料，因此其重要性更甚於前者。因而，關於族群在歷史上數量變動的知識，會對制定保育措施產生關鍵性的影響。舉例來說，如果一個物種在近期內曾經歷族群數量急遽下降的瓶頸事件，則近親衰退或其他隨機事件對該族群所造成的遺傳後果，便可能會對該物種的存續產生嚴重的後果，因此當採行一切可能的保育措施（包括移地復育），以增加其族群的數量，以避免因族群過小而陷入絕種渦漩（extinction vortex）的險境；反之，如果物種的族群數量雖然不大，但長期維持穩定，則因小族群所產生的近親衰退等不良效應，當不致於對該物種造

肉毒桿菌中毒之黑面琵鷺個體經救傷後重新野放於曾文溪口



成嚴重的不良後果，因此僅需針對該物種的族群數量及棲地進行監測，以避免其數量進一步地下降。

然而，對大多數瀕危或是族群數量稀少的物種而言，牠們族群數量的變動通常並無詳盡的歷史記錄，然而電影中的時光機器在現實世界中並不存在，因此在文獻缺乏的狀況下，估算一個物種過去的族群數量和其變化趨勢，基本上是一個不可能的任務。

幸好，近年來生物技術與演化遺傳理論的進展，使得我們開始有可能藉由現生族群內遺傳變異的多樣性，來推估一個族群在歷史上可能的族群數量及其長期變動的趨勢。

舉個簡單的例子，以DNA的序列而言，在族群遺傳學上有相當多的參數可以用來描述族群內的遺傳多樣性，其中與族群量相關的兩項參數 s （同一段DNA序列在採樣的樣本中具有變異的位點數）與 π （在採樣的樣本中任意兩個樣本在同一段DNA序列上的平均差異），便可用來推估族群在歷史上的變動趨勢：在族群數量長期穩定的狀況下， s 與 π 所能反映的族群數量是約略相當的；然而同一段DNA片段的不同序列（單套型或基因型）在族群中並非均勻地分布，有些基因型以較高的頻率出現，而其他的基因型出現的頻率則較低；當族群數量下降時，這些稀有的基因型較容易消逝，而這些基因型所攜帶的特有變異位點也隨之在族群中消失，這將使得由 s 值所推估出來的族群數量偏低；然而，這些稀有基因型的消失，並不會大幅改變經由 π 值及由其所推算出來的族群數量，因此，由 s 值所估算的族群量將較符合物種在瓶頸事件後的族群量，相對地，由 π 值所估算出來的族群量則代表了物



工作人員救傷黑面琵鷺

種在瓶頸事件前的歷史族群數量。

利用類似的概念，德國科學家Palumbi所領導的研究小組使用了更為繁複的共祖理論（BOX 1），經計算後發現，在北大西洋中的兩種鯨類自人類大量捕鯨以來，其族群數量所受到的衝擊遠遠超過文獻所記載。這項研究給了我們一個重要的啟示，就是針對許多缺乏歷史族群量記錄的瀕危物種，我們可以透過分子遺傳學的方法，藉由評估其遺傳多樣性，進而推測其過去的族群數量，這些資訊可幫助我們了解族群量減少的幅度，以及造成其族群下降的可能原因。

利用DNA資料推估歷史族群數量

2002年，台南曾文溪口發生了一起造成87隻黑面琵鷺傷亡的肉毒桿菌中毒事件，這對當時全球僅九百多隻的黑面琵鷺族群雖然造成不小的損失，但這場悲劇卻也帶來轉機，使得黑面琵鷺的保育工作再度得到了檢討和重視。

另一方面，因肉毒桿菌中毒而傷亡的黑面琵鷺個體，也提供了難得的DNA樣本，

使得黑面琵鷺的分子族群遺傳的研究工作得以開展，而我們的任務就是藉由評估黑面琵鷺族群中遺傳多樣性的高低，以估算其歷史族群量，這是在台灣首度嘗試以遺傳多樣性來評估一個物種在歷史上的族群數量。

在估算黑面琵鷺歷史族群量的過程中，除了遺傳多樣性的訊息以外，我們還需要包

括雌雄性別比例（BOX 2）、成幼鳥比例、年齡結構、族群成長率與死亡率等許多與生態相關的參數，才能將遺傳多樣性的數值轉換成相對應的歷史上黑面琵鷺族群數量。

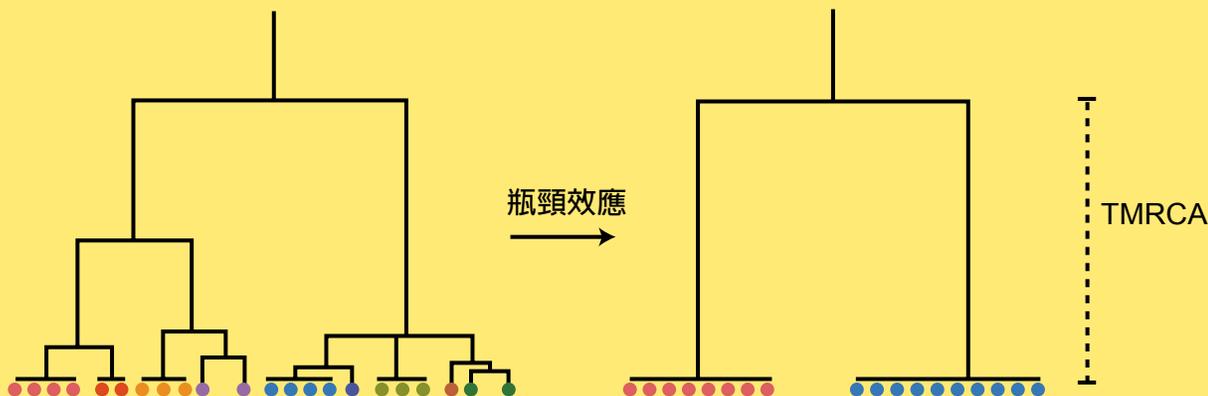
所幸，透過許多團體與個人長期對黑面琵鷺的觀察和研究，如國際鳥盟所組織的全球冬季黑面琵鷺同步普查、韓國鳥類學者對

Box 1 共祖理論（coalescent theory）與歷史族群量的關係

在族群中，所有的基因型都可以依循基因樹的脈絡追溯到一個最近共同祖先，這段時間稱之為TMRCA（time to the most recent common ancestor，圖一）。TMRCA與族群內的基因多樣性 θ 值與及族群大小（N）存在著數學上正相關的關係，例如 $TMRCA \approx \theta = 2Nf\mu$ （Nf為雌性族群量， μ 為粒線體DNA核苷酸突變速率）。當族群大、基因多樣性高時，TMRCA便長，反之，當族群小、受到機率效應（又稱遺傳漂變）的影響使得基因多樣性降低時，TMRCA就變短了。

共祖理論有一特點，使得它適合用來推算歷史族群量，即在於利用族群內基因型建構基因樹來估算TMRCA與 θ 值，往往可以反映更久遠的遺傳歷史，甚至不受到族群數量變動的影響。比如說，在一歷經瓶頸效應（bottleneck effect，即族群量急遽減少後又重新快速增長）的族群中，大部分的基因型都已消失，但少數存留的基因型經常是原來頻率最高、最古老的基因型，因此由這少許基因型所構成的基因樹推算而來的TMRCA與 θ ，可能與原來族群中所有基因型所構成的基因樹所推算而來的TMRCA與 θ ，相差無幾（圖一）。

應用此原理於少數瀕危物種的研究上，如Palumbi等人的鯨類研究及本文所描述的黑面琵鷺研究，發現由現生族群的基因多樣性所推算出來的族群量往往遠大於目前觀察的數量，不但揭示了這些物種曾經能夠達到的族群量，也突顯了在人類的漠視中，自然界中物種所經歷驚心動魄的生存危機。



圖一、由族群內個體基因型（不同顏色代表不同基因型）所構建的基因樹，在經歷瓶頸效應後，其TMRCA的長度可能不會有太大變化。

圈養黑面琵鷺個體生殖行為的觀察、以及劉良力先生對黑面琵鷺的長期研究，使我們得以應用黑面琵鷺的生態資料，估算其歷史族群數量。再配合我們自部分粒線體基因體所推估出的遺傳多樣性數值，經過一連串繁複的運算與數值轉換後，我們推估，黑面琵鷺的歷史族群量曾經至少高達一萬多隻；這個

數字遠超過歷年跨國冬季普查所記錄的全球族群量，顯示黑面琵鷺曾遭遇了極嚴重的瓶頸事件，導致其百分之九十七的族群消失。

黑面琵鷺族群下降的原因

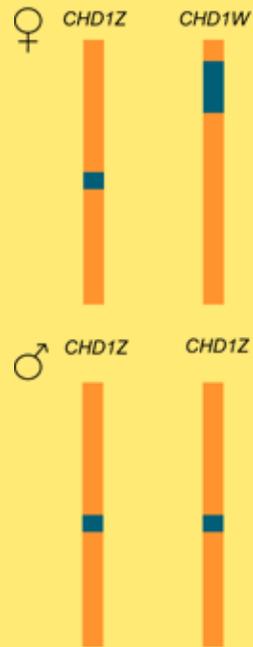
關於造成黑面琵鷺族群下降的原因，眾說紛紜。而如今當我們知道了其歷史族群

Box 2 分子性別鑑定

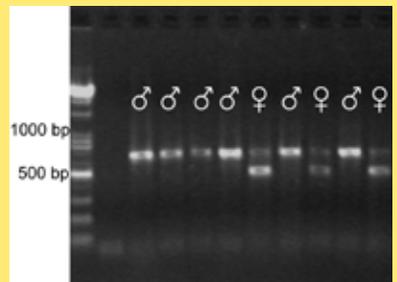
有很多鳥種是無法從外觀型態上判定性別的，導致了觀察和研究上的困難。性別鑑定的傳統作法是從解剖入手，但若是採取非侵害性（non-invasive）的作法，就得藉助行為觀察，所耗費的時間和追蹤個體的困難自在話下。1995年，Griffiths及Tivari發現在一般鳥類性染色體上共有一段基因，開啟了鳥類性別鑑定的方便之門——對於任一個體，只需要些許DNA（可能來自羽毛、皮屑、甚至糞便），便能利用分子技術進行性別鑑定。

在鳥類中，雌性帶有異形性染色體（分別稱為W及Z染色體），而雄性是同形性染色體（兩個Z染色體），性染色體上有一名為CHD1的基因，座落於Z染色體上的稱為CHD1-Z，位於W染色體上的則叫作CHD1-W，而這兩個基因座有著內含子（非轉錄性的DNA片段）長度上的差異（圖二）。透過聚合酶連鎖反應擴增這兩個基因座的DNA片段，然後使其通過瓊膠電泳，利用分子片段大小所導致於膠體中移動速率的差異，把不同基因座的片段區分開來。瓊膠經螢光染色後，在紫外線照射下，雄鳥會呈現一種片段，而雌鳥則會呈現二種長度不同的片段（圖三）。

性染色體上特定的基因，也被應用於別種生物的性別鑑定上，如廣泛利用於哺乳類性別鑑定的SRY基因。如今，受惠於其準確性、取樣的方便性，及對樣本來源個體的干擾大幅減低等優點，分子性別鑑定已被援引至諸如法醫、生態研究及保育等不同領域。



圖二、CHD1基因於鳥類性染色體上的位置與長度示意圖。



圖三、此為瓊膠電泳照片。圖中最左邊的直行中，每一條帶各為不同長度的DNA片段，作為對照用。右邊的每一行皆為不同黑面琵鷺個體，雌鳥均帶有兩種不同長度的CHD1片段，而雄鳥只帶有一種。



肉毒桿菌中毒死亡之黑面琵鷺個體 攝影／陳志豪



研究人員測量肉毒桿菌中毒死亡的個體 攝影／陳志豪

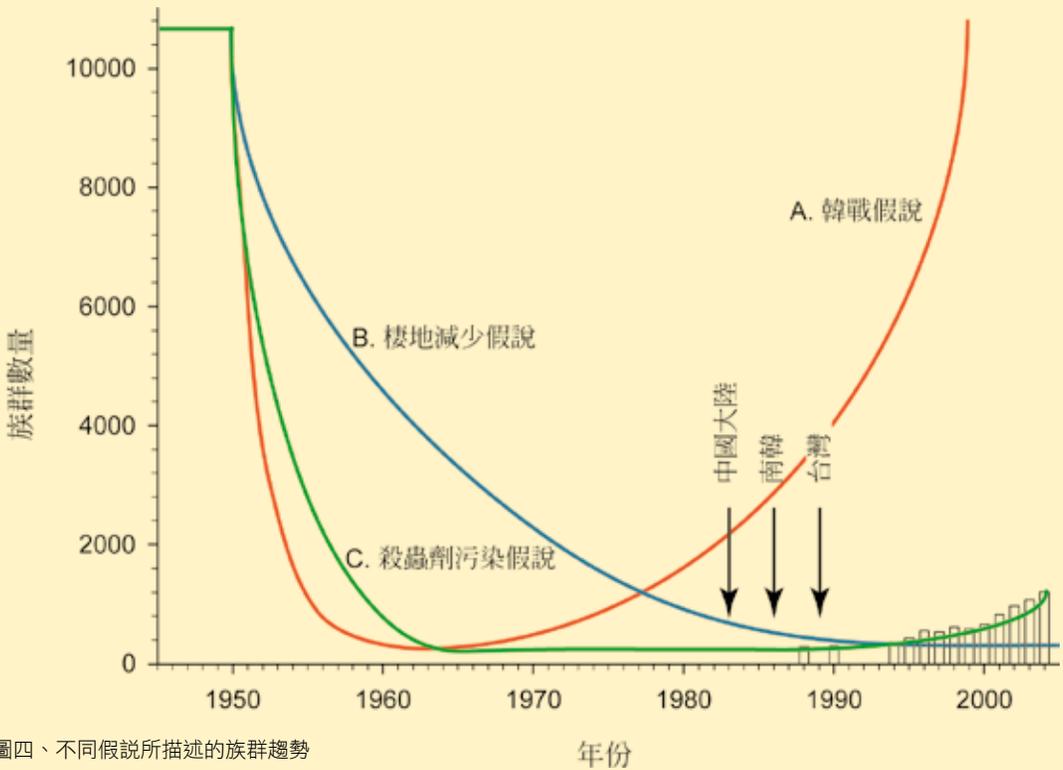
量、減少的幅度以及現今的族群成長趨勢，便可嘗試去檢測各種造成其族群嚴重下降的可能原因。

第一個常被提起的原因是韓戰。有些人認為，位處南北韓交界的黑面琵鷺繁殖族群，當初可能受到戰火波及，以致在五十年代初期族群量大幅下降；然而，黑面琵鷺多半於無人的礁岩島嶼上活動，這些地點並不構成戰爭攻擊的主要目標，因此韓戰造成黑面琵鷺族群大規模下降的可能性並不大；再者，韓戰於1953年結束，歷經幾十年的恢復，以近年來黑面琵鷺族群每年約百分之十的正向成長速率計算，絕不應於90年代初期全球只觀察到約三百隻黑面琵鷺個體。

而另一個常被提及造成黑面琵鷺族群下降的可能原因，則是棲息地的破壞與消失。但自90年代開始，黑面琵鷺族群便呈現每年百分之十的增長，與東亞地區沿海環境不斷因經濟發展而惡化的趨勢，是完全背道而馳

的。因此，不論是韓戰亦或棲地破壞，都不能充份解釋黑面琵鷺族群量何以下降、並在近年來快速的成長。

另一方面，殺蟲劑DDT所造成的環境污染，在過去幾十年來被陸續發現與許多猛禽族群量的下降有著密切的關聯。大量研究結果顯示，DDT及其衍生物會導致胚胎發育不良或死亡，以及蛋殼薄化、破裂等不良效應，嚴重危害鳥類的繁殖；因此，諸如美國白頭鷹、游隼、雀鷹等猛禽的族群數量，都因80年代以前環境中因濫用所殘留的大量環境DDT而大幅下降，而在歐美陸續禁用DDT後，這些猛禽的族群數量立即顯著回升。黑面琵鷺族群早期大規模的衰退、與自90年代以來族群數量快速地成長，正好與日、韓、中國大陸及台灣對DDT大量濫用與禁用的時間點相吻合，因此我們認為DDT的污染很有可能是導致90年代以前黑面琵鷺族群下降的主因之一（圖四）。



圖四、不同假說所描述的族群趨勢

結語

黑面琵鷺的例子，顯示我們可以藉由遺傳多樣性的訊息，獲得許多傳統生態資料所無法獲得的訊息，藉著了解這些鳥在過去數量變動的趨勢，首度得以較嚴謹的方式來評估並推測導致黑面琵鷺族群下降的主因。早期，保育學家認為物種保育的關鍵在於從生態上著手，以挽救物種趨於滅絕的命運，而遺傳學在其中所能扮演的角色，則僅限於避免物種在小族群的狀況下因近親衰退等因素而加速其滅絕的機會。但是近年來，生物科技及演化遺傳理論的快速發展，使得遺傳訊息在保育上的應用範圍大幅地擴展，黑面琵鷺及北大西洋鯨類的案例，就是最好的明證；因此，相信在未来生物保育的努力中，對瀕危或稀有物種的遺傳多樣性評估，將成為未來擬定保育策略時，一個不可或缺的關鍵環節。

延伸閱讀

- DeSalle R. and G. Amato 2004. The expansion of conservation genetics. *Nature Reviews Genetics* 5:702-712.
- Roman, J and S.R. Palumbi 2003. Whales before whaling in the North Atlantic. *Science* 301:508-510.
- Yeung, Carol K.L., C.T. Yao, Y.C. Hsu, J.P. Wang and S.H. Li 2006. Assessment of the historical population size of an endangered bird, the black-faced spoonbill (*Platalea minor*) by analysis of mitochondrial DNA diversity. *Animal Conservation* 9:1-10.



楊愷樂

國立台灣師範大學生命科學系博士班

畢業於台大森林系，進入台師大生命科學研究所後，因對演化生物學的興趣，而進入李壽先老師的研究室修讀博士班。在這段時間內，碰巧遇上黑面琵鷺肉毒桿菌中毒事件，因緣際會地開始了對這種珍貴瀕危鳥種的族群遺傳研究，過程中將所學所感的演化遺傳概念應用於保育工作上，自覺收穫甚豐。目前主要的研究工作重點，一方面仍為黑面琵鷺的保育遺傳，如探討與免疫相關之功能性基因的多樣性，另一個研究興趣則為探討物種的種化機制。



黃金追擊——
以排遺中的DNA追蹤

水獺的族群生物學

撰文／李玲玲

攝影／李玲玲

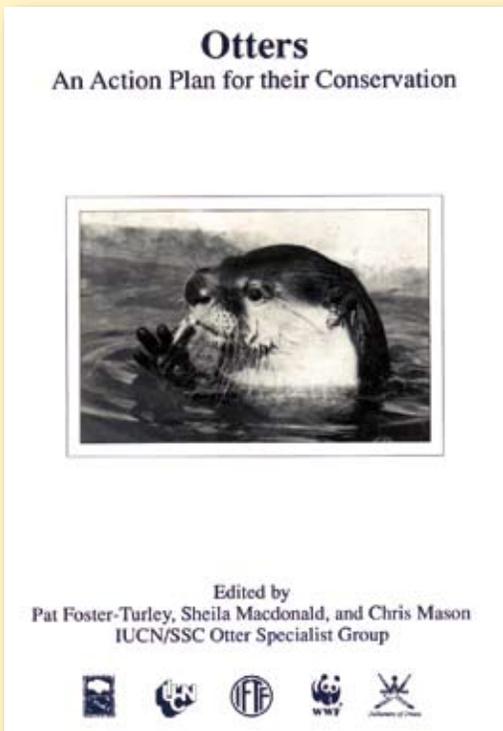
如果要妥善保育稀有動物，第一步必須先透過研究，以瞭解牠們的現況與需求，例如：牠們的分布、數量、習性、生活史特徵，以及牠們的食性、偏好的棲地，活動範圍有多大？是否有領域性？生殖配對是一雄對一雌，或是一雄配多雌？一胎會產下多少子代？子代的存活率又如何？等等。另外，還需要知道牠們的基因多樣性高不高？有沒有近親交配的問題？不同群的個體之間是否經常交流，以維持較高的基因多樣性？同時也必須瞭解造成牠們稀少的的原因，才能對症下藥，擬定適當的保育策略。

然而，要研究稀有動物、獲取上述的資料，困難度當然比研究常見的動物高出許

多。一方面是因為既然是稀有動物，能找到牠們以收集資料的機會就比較低；另一方面是研究的過程更需要注意，避免造成動物的傷亡，因此能夠使用的研究方法限制也更多。歐亞水獺就是一種研究時需要特別考慮的稀有物種。

歐亞水獺是水陸兩棲的動物，不但擅泳、能潛水，也可在陸地上行走活動。牠們以魚蝦、水棲昆蟲等水生生物為主食，經常會在海岸、溪流、湖泊、沼澤等水質好、少污染、少干擾、食物豐富的水域出沒。由於牠們是水域生態系中位於食物鏈最高階的消費者，一旦水域受到重金屬或化學物質的污染，牠們往往是最敏感而首先消失的物種，因此是水域環境是否良好的重要指標。然而開發、污染已使水獺的棲地（主要是濕地）大幅縮減，水獺本身也面臨污染、毒害與過度獵捕的威脅，目前已被世界自然保育聯盟（The World Conservation Union, IUCN）瀕危物種紅皮書名錄列為生存受威脅種（vulnerable）（Foster-Turley et al., 1990）。由於水獺在台灣已多年沒有野外發現的確實記錄，雖然在金門還有一穩定的族群，但也已名列「野生動物保育法」的瀕臨絕種保育類動物（Lee, 1996）。

雖然歐亞水獺有時會在白天出現，但牠們主要是在夜間出沒活動。一旦驚覺附近不安全，就會潛入水中游開，所以看到牠們的機會有限。而且水獺的外表沒有明顯的特徵來幫助辨識不同個體，所以即使是在不同地區看到水獺，也無法判斷是否為不同個體，或是一個地區究竟有多少隻個體？因此，很難靠觀察或目視追蹤來收集分布與否以外的族群資料。以往關於水獺的調查研究，往往

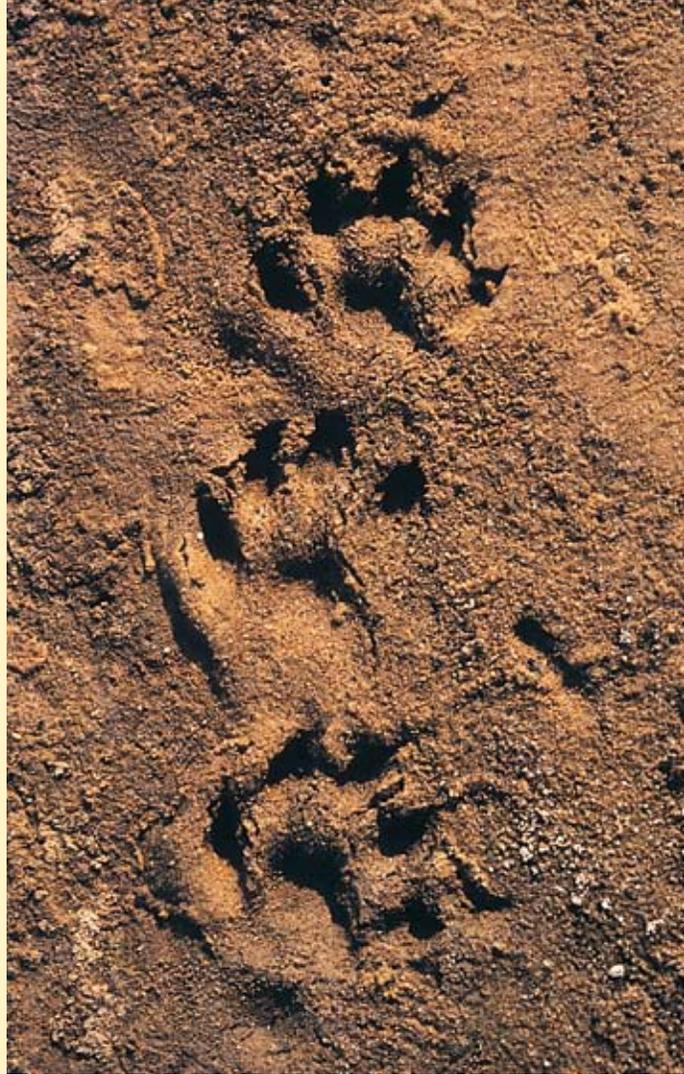


世界自然保育聯盟（IUCN）水獺專家群針對包括歐亞水獺在內的受威脅獺亞科動物所提出的保育行動計畫書。

也只能利用牠們活動所遺留的痕跡，包括排遺及足印等，來確認牠們的分布的地點、使用的棲地；或是利用排遺中的碎片，來分析牠們的食性。至於水獺的數量、活動範圍或其他生活史資料都很難取得（Macdonald, 1983; Mason and Macdonald, 1986）。

除了直接觀察或利用痕跡外，研究者也常使用「捕捉標放」與無線電追蹤的方法，來調查動物的活動範圍與數量。所謂捕捉標放，就是以適當的籠具或其他工具捕捉動物，在捕獲的動物身上做一個可以辨認的標記後，再將牠們釋放；下次再進行捕捉時，可以比對其中已經上了標記的個體前幾次被捕捉的地點，來推估牠們的活動範圍；也可以比較有標記的個體佔所有捕捉到個體的比例，來推估整個族群的數量。如果在捕獲的動物身上裝了無線電發報器，研究者就可以利用接收器追蹤發報器的訊號來源，以三角定位的方式定出動物所在的位置，而掌握牠們的活動範圍；如果同時有好幾隻個體繫有發報器，就可以檢視不同個體的活動範圍有沒有重疊，也就是有無領域性等等。

然而要將這些方法應用在水獺身上，卻面臨諸多問題。首先，水獺性情兇猛、不喜死餌，碰到經常使用的通道上有籠具等異物時，常會避開或繞道而行，所以捕捉的成功率通常不高，以捕捉標放研究其族群狀況並不容易（Melquist and Hornocker, 1979）。其次，動物佩掛無線電發報器時，通常是以頸圈的方式帶在頸部。但水獺的頸部粗短，幾乎和頭部同寬，因此頸圈很容易脫落，所以水獺的無線電發報器通常必須植入皮下，也就是必須先將水獺麻醉保定、進行手術、植入無線電發報器後縫合，等水獺傷口癒合



歐亞水獺的足印，特徵為五趾、有爪、趾間有蹼。

後再釋放，因此對動物的干擾相當大，捕捉與手術的過程中也極可能造成動物傷亡。

以上種種原因都使水獺的研究難以突破，直到近年來分子技術的發展，提供了一種非侵入性的研究方式，有效的幫助獲取水獺族群相關的資料，這種方式就是利用水獺排遺中含有的水獺DNA進行分析（Dallas and Piertney, 1998）。排遺中的水獺DNA，主要來自水獺消化道的細胞，可能隨著食物的殘渣通過消化道而剝落下來，而混在排遺中。水獺雖然不易直接看到，但是凡走過必留下痕跡，牠們常在覓食的水域周邊、或陸上經常利用的通道上留下「黃金」，所以非



水獺排遺，特徵為長條狀、有許多魚刺、魚鱗、氣味腥臭、新鮮者常有墨綠或黑褐色黏液。

常容易取得。雖然水獺排遺中的DNA量並不多，而且很容易因分解作用而被破壞掉，但只要使用適當的方法，即使是相當微量的DNA，也可以被萃取出來提供辨識與分析。因此，我們不需要捕捉動物，而只要取得動物排遺，萃取其中的DNA，再利用類似指紋判別的方式，分析每個排遺樣本在多組不同短片段重複的微衛星體基因座上的表現，就可以分析每個樣本是否為不同水獺個體所遺留的，並且進一步掌握某一地區內有多少不同個體留下排遺？由不同個體留下排遺的位置，也可反映牠們曾在哪些地方活動？這些資料就可以用來估計水獺在當地的數量、活動範圍、個體間活動範圍是否重疊…等等問題。另外，不同個體基因的相似

度，也可以用來推測親子關係，以及不同地區的次族群間基因交流的程度。

我們曾在金門的前埔溪與金沙一後水溪兩條溪域，利用這樣的方式收集水獺排遺，進行DNA的萃取與分析。研究結果顯示，在這兩條總長度不到十公里的溪域沿線，居然有多達38隻（19隻雄性，19隻雌性）水獺活動，其中至少會停留半年以上的個體至少有13隻，這樣的密度較以往國外文獻資料記載的水獺密度高出甚多（Hung et al., 2004）。這樣的結果一方面可能是使用不同研究方法所造成的，因為以往利用目視、自動相機、痕跡判識、捕捉標放、無線電追蹤等方法研究水獺時，如果研究地點的水獺密度很高，無法辨識不同個體，或是捕捉

標放的個體僅佔所有個體的一小部分，因而不具代表性等因素，所造成低估當地水獺實際數量的問題會更大，所以以往的研究非常有可能會低估水獺實際的密度。

前埔溪與金沙一後水溪兩條溪域水獺密度較高，也可能與金門的溪流、湖池水系靠近海岸，水域食物豐富、水體網路複雜等因素有關。因為金門的各溪流、湖泊、水庫、魚池、水塘、渠道、海岸等水域，或多或少都相互連接，從內陸到海岸形成的水系，方便

水獺沿著水系活動。而且金門大部分的水域都有養魚，提供水獺豐富的食物。再加上金門還有許多植被茂密的野地，提供水獺活動、躲藏及棲息所需的遮蔽，也有利用於維持較高的水獺密度（李玲玲等，2003）。

此外，我們又以同樣的方法收集金門東西南北不同區域的水獺排遺進行分析，以便瞭解金門各地水獺基因交流的程度。結果發現，雖然國外報導水獺可以沿著水域在一天之內往返十餘公里距離覓食，活動力相當強，但是金門島東北、東南、西北、西南四分區的水獺基因交流的程度卻並不頻繁，僅有極少數的個體曾經在島上不同的分區出現，大部分個體活動的範圍都局限在各分區內，因此島內不同分區的水獺基因結構有分群的趨勢（黃傳景等，2005）。目前我們正在進一步探討為何活動能力不差的水獺，卻顯現出少有遠距移動的情形。

此外，我們也累積多年來在前埔溪流域



自動相機拍到兩隻水獺一起活動，兩隻外觀無法區分。

上、中、下游溪段，靠近前埔溪上游的陽明湖水域，所出沒的水獺之分布、數量與活動範圍。陽明湖曾經是一塊沿岸平緩、植被茂密、水鳥與水獺時常造訪的重要內陸溼地。自從為了增加該湖的蓄水功能，而在數年前進行濬深與攔水工程後，陽明湖與前埔溪上游周邊的地形地貌有了重大的改變，也使得出現在陽明湖的水獺痕跡大幅減少。這些改變包括：陽明湖沿岸的坡度變得陡峭，少有植被覆蓋，不利水獺進出水域；陽明湖通往前埔溪的水道被閘門阻隔，使得原來由湖流注到前埔溪的水量大幅減少，前埔溪上游迅速陸化，變成類似小水溝的狀況，也少有包括魚類在內的水生動物，因此無法提供水獺可以通行與躲藏的水域，及豐富的食物資源。此外，閘門阻隔也使得水獺不能像早期一般可以直接由溪入湖，而必須繞行陸路，且需通過一條湖與溪之間的馬路，才能進入湖中，增加水獺被車輛撞擊死傷的機會。過



水獺頸部粗短，不適合繫帶頸圈，必須將無線電發報器植入皮下。

攝影／黃傳景

去五年當中至少有三隻水獺在湖溪之間的馬路被撞死（李玲玲等，2005）。

由於我們有先前的研究資料，經由DNA鑑定，確定三隻水獺中至少有一隻是在前埔溪中、下游出現的個體，因此也確認在前埔溪活動的水獺會利用上游溪段移動前往陽明湖，此一水域對於提供前埔溪流域水獺族群延伸的棲地及與更遠處水域的連結相當重要。然而陽明湖與前埔溪上游地形地貌的變化，已影響水獺無法有效利用這塊水域，甚至提高水獺傷亡的機會。

依據上述一連串的研究結果，我們可以很明確的提出，對於保育水獺的首要工作為水域環境品質的維護，以及劣化棲地的復原。以陽明湖與前埔溪上游溪段為例，需要

降低陽明湖閘門的高度，甚至移除閘門，使陽明湖的湖水能溢流到前埔溪上游，以恢復前埔溪上游基本的水流與水量，同時擴大前埔溪上游水域面積與深度，維持水域邊坡平緩的坡度與植被，以及維護水質與補充魚類資源，增加岸邊涵洞的設施，並監測該區水獺的變動。此外，金門還有其他許多水獺會利用的溪流湖池，這些水域的連結性，也可能已因工程施作或開發污染而被阻隔，而影響這些水域中水獺的活動與交流情形，應該進一步的調查並規劃改善（李玲玲等，2005）。

動物的排遺往往是一般人避之唯恐不及之物，但對於野生哺乳動物的研究者而言，它卻是可以提供許多動物基本生物資料的

「黃金」。尤其一些晝伏夜出、善於躲藏，或是數量稀少、不容易看到或捉到的哺乳類，如果能夠分辨牠們的排遺，就可以藉由排遺知道甚麼動物出現在哪裡？會利用甚麼樣的棲地環境？排遺的多寡或新鮮程度可以用於推測動物的相對數量，甚至絕對數量；由排遺的內含物分析，可以瞭解動物的食物組成或是有無寄生蟲等健康狀況。如果排遺夠新鮮，也可以藉由測量其中所含的荷爾蒙濃度推測動物的生殖、健康或緊迫狀況；以及萃取DNA分析許多動物的基因組成與族群的資料，這些資料都可能對於動物的保育與管理十分重要（Putman, 1984; Kohn and Wayne, 1997）。

更重要的是排遺的收集與分析不會造成動物的傷亡，是一種非侵入性的研究方式。

雖然利用排遺進行研究還是有許多需要克服的困難，例如不同的食物通過消化道後，剩下殘渣的比例不同，所以排遺內含物的分析不能反映動物所吃各類食物真正的比例；動物在不同季節的活動量不同、吃的食物組成不同、排泄率不同、排遺分解的速率不同，都會影響用排遺估算族群量的準確度（Kruuk et. al., 1986; Kruuk and Conroy, 1987; Mason and Macdonald, 1987）；排遺中的DNA因為量少、污染物多、品質下降的速度快、又有其他影響生化反應的酵素作用，因此萃取DNA的成功率比較低，需要一再嘗試最適當的萃取方式，收集資料的成本相對提高。但是在不侵害稀有動物，又能有效獲得相關資訊的考量下，排遺也可能是研究者最依賴的「黃金」。

金門陽明湖澗深前是水鳥和水獺經常棲息活動的溼地



延伸閱讀

李玲玲、洪志銘、李壽先。2003。歐亞水獺遺傳多樣性研究。啟動台灣生物多樣性研究行動研討會論文集，13-19頁，行政院農業委員會。

李玲玲、洪志銘、黃傳景。2005。金門前埔溪流域歐亞水獺現況與保育規劃之研究。金門縣政府。

黃傳景、李玲玲、洪志銘、李壽先。2005。利用排遺標定DNA探討金門地區水獺之族群生物學。台灣野生生物遺傳多樣性與保育遺傳研究研討會。行政院金門陽明湖澮深後鮮有水獺出沒活動

農業委員會。

Dallas, J. F. 1998. Piertney S. B. Microsatellite primers for the Eurasian otter. *Molecular Ecology* 7(9): 1248-1251.

Foster-Turley, P., S. Macdonald, and C. Mason (eds.). 1990. Otters: An action plan for their conservation. IUCN/SSC Otter Specialist Group. IUCN, Gland, 126 p.

Hung, C. M., S. H. Li and L. L. Lee. 2004. Fecal DNA typing to determine the abundance and spatial organization of otters (*Lutra lutra*) along two stream systems in Kinmen. *Animal Conservation* 7,



301-311.

Kohn, M. H. and R. K. Wayne. 1997. Facts from feces revisited. *Trends in Ecology and Evolution* 12:223-227

Kruuk, H. and J. W. H. Conroy. 1987. Surveying otter *Lutra lutra* populations: a discussion of problems with spraints. *Biological Conservation* 41(3): 179-184

Kruuk, H., J. W. H. Conroy, U. Glimmerveen and E. J. Ouwkerk. 1986. The use of spraints to survey populations of otters *Lutra lutra*. *Biological Conservation* 35(2): 187-194.



Lee, L. L. 1996. Status and distribution of river otters in Kinmen, Taiwan. *Oryx* 30, 202-206.

Macdonald, S. M. 1983. The status of the otter (*Lutra lutra*) in the British Isles. *Mammal Review* 13:1-10.

Mason, C. F. and S. M. Macdonald, 1986. *Otters: Ecology and conservation*. Cambridge University Press, 236 pp.

Mason, C. F. and S. M. Macdonald. 1987. The use of spraints for surveying otter *Lutra lutra* populations: an evaluation. *Biological Conservation* 41(3): 167-178.

Melquist, W. E. and M. G. Hornocker. 1979. *Methods and techniques for studying and censusing river otter populations*. Forest, Wildlife and Range Experiment Station Technical Report 8, University of Idaho, 17 p.

Putman, R. J. 1984. Facts from faeces. *Mammal Review* 14:79-97.





李玲玲

國立台灣大學生態學暨演化生物學研究所

李玲玲教授任教於國立台灣大學生態學暨演化生物學研究所，同時擔任台灣大學生物多樣性研究中心「教育訓練組」組長、台灣長期生態研究網總召集人、行政院國家永續發展委員會委員。教學專長包括：生態學、動物行為學、哺乳動物學、保育生物學、生物多樣性等。研究重點為陸域哺乳類生態與行為，主要研究課題包括：

- (1) 福山森林生態系哺乳動物長期研究，探討哺乳動物與植物之互動關係，尤其是哺乳動物對種子傳播、植物更新的影響；
- (2) 水獺族群生態與保育研究；
- (3) 臺灣獼猴、蝙蝠、嚙齒目、食肉目等之生物學研究；
- (4) 永續臺灣評量系統研究。長程目標在逐步累積本土哺乳動物生物學基本資料，並探討哺乳動物在本地生態系統的角色與功能。



台灣山羌 之基因多樣性

撰文／王穎 · 王佳琪 · 姚秋如

攝影／王穎

你得認識的台灣鹿科動物…

台灣有三種鹿科動物，分別為台灣山羌（*Muntiacus reevesi micrurus*）、台灣水鹿（*Cervus unicolor*）及台灣梅花鹿（*Cervus nippon taiouanus*），其中，台灣山羌是體型最小者。

山羌的野外自然族群分布於中國大陸東南、東南亞及印度等地（Walker, 1968），又可分為兩個亞種，其一為中國山羌（*Muntiacus reevesi reevesi*），分布於大陸亞熱帶地區，另一為台灣山羌（*Muntiacus*

reevesi micrurus），公布僅限於台灣地區。

山羌過去曾廣泛分布於台灣各地，然近年遭受獵捕壓力及棲地破壞之影響，族群面臨極大的生存壓力。由近年針對中大型草食獸之研究成果顯示，台灣山羌雖仍分布於全台灣，然而在局部地區仍受到強大的獵捕壓力，各地區間族群數量差異極大，目前台灣全省低海拔多已受開發，除少數受保護的區域外，多數淺山地區已不見山羌的蹤跡，此為一令人憂心之問題。

山羌原本多棲息於氣候溫暖的淺山或丘陵多灌叢地區，但當低海拔棲地消失，山羌

植被茂密的山林是野生動物最佳的棲息環境



被迫往中高海拔分布，但也難越冰封雪阻，不同族群間之交流程度可能因而較低。在台灣島與大陸數次分分合合情況下，台灣地區山羌族群如何進行演化、及現今島內族群遺傳變異程度，是科學家極想探討的議題。

台灣山羌的生態習性

台灣山羌為珍貴稀有的保育類野生動物，體重多為6~8公斤。體呈暗黃褐色，雄羌具不分叉短角，每年會脫落重長，雌羌則無角。山羌為獨居性物種，在野外常見其單獨活動，並沒有特別的繁殖季，全年都有繁殖的記錄。

走在山林裡，不易發現山羌的身影，然而卻常可聽見其獨特、如狗吠般的短促叫聲，有時可持續數分鐘。研究顯示山羌經常在晨昏活動，活動量沒有明顯的季節變動。雌雄山羌都有各自的領域，但雄性的領域比雌性的大，雄性的每日活動距離大於雌性。

由各種山羌樣本萃取DNA與定序之可能性

本研究所採用的樣本除了收集野外自然死亡的山羌個體外，並有國立自然科學博物館、太魯閣國家公園、南投縣政府、原住民部落等單位協助提供樣本。在計畫初期，除了由肌肉組織萃取山羌DNA外，亦嘗試由山羌的糞便及古老的乾製皮毛標本來萃取DNA，了

解不同樣本分析的可能性及相對效益。分析結果顯示肌肉組織樣本在萃取DNA、PCR與定序的成功率較高，而糞便DNA萃取率雖高，但定序卻是最低，原因是其內所含的DNA可能來源很多（包括微生物、植物與山羌），所以電泳圖雖顯示有DNA，但是並非全然屬於山羌；而且萃取過程中並未能把PCR抑制物清除乾淨；加上電泳圖上DNA有拖曳情形，表示DNA碎裂，可能與糞便樣本取樣後未立即分析、DNA品質降低有關；上述狀況均會影響PCR結果，導致無法定序，故使糞便在三類樣本中效率最低。此外，糞便樣本會有個體重複被採樣的可能性，這在族群遺傳研究上可能會導致採樣誤差而影響結果，但如果是研究個體活動範圍則是可行的採樣法，所以糞便雖然較易取得，但此類樣本的採用應該持保守態度。乾製皮毛樣本因為年代較久遠，且經過製造過程，所以DNA萃取成功率最低，即使萃取出來，也都是碎裂的片段，所以定序成功機率並不高，約有半成；本計畫所嘗試萃取與定序之乾製皮毛樣本，以霧鹿與延平之樣本成功率較高，可能因為其年代較近，皆為1997年之後的樣本。此外，年代久遠的乾製皮毛樣本要追溯來源，會因時間累積與記憶模糊，而導致有誤差的可能性，研究人員在山地鄉部落收集乾製之皮毛樣本，有些年代已久遠，多為獵人當年狩獵之戰利品，獵人僅記憶其可能狩獵之山區，而無法訴說明確之地點。

另由採樣方法效益之評估顯示，至部落收集皮毛所花費之時間遠小於至野外收集糞便樣本的時間，原因可能為部落中多少存有以前獵人狩獵所留之戰利品，如山羌皮毛頭

飾等，故易進行樣本收集，而野外調查所需之時間相對較長，且有些地方雖有山羌糞便，然而卻可能已長黴，已不合用。

台灣山羌的基因多樣性

自2001年起，研究人員分析了台灣山羌的粒線體控制區域基因序列，共發現32個變異點，計23個基因型。將山羌依地理位置分為台灣北部及南部族群，由序列變化位置顯示：台灣北部的山羌有12個基因型，南部的山羌有17個基因型。南部山羌族群的遺傳變異比較大。然而台灣地區之台灣山羌沒有明顯的族群分化現象，北部族群與南部族群交流程度極高。同時最古老的基因型出現在台東與南投地區，再加上台東地區的遺傳多樣性指數為最高，顯示此區山羌遺傳多樣性大，涵蓋原始與後衍之基因型，故對於本區台灣山羌族群的保護特別重要，應列為第一優先考慮之區域。

台灣山羌和中國山羌的差異

由親緣關係比較發現，台灣山羌與中國山羌分群明顯，群間差異遠大於台灣群內的差異，顯示台灣山羌的亞種地位明顯。未來研究人員擬再增加中國山羌及其他相近種群之山羌（如印度與東南亞區）的基因分析，以確實釐清台灣山羌的分類地位與族群分界，並更進一步了解其分類與演化的關係。

失去的遺傳多樣性，是人類難以再造的

在野生動物保育法實施以前，台灣地區



山羌的活動能力與其他草食獸相比相對較弱，所以台灣陡峭的山勢，亦會影響部分族群的擴散。

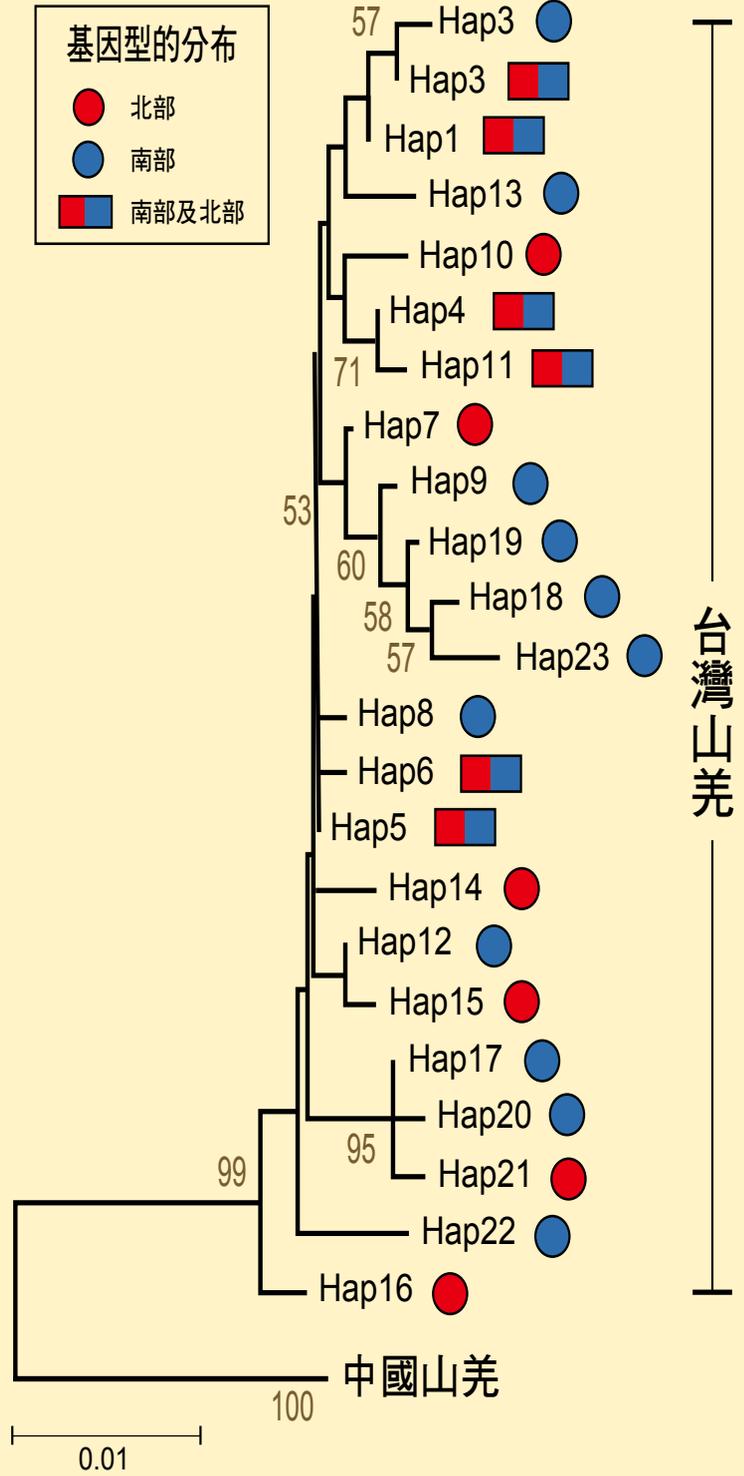
遍布山產店，野生動物面臨強大的獵捕壓力，台灣梅花鹿即因過度獵捕而在野外滅絕。自1985年起，吾人陸續針對山產飲食店及山地鄉進行訪查，結果顯示山羌是相當受消費者歡迎的野味，除了是原住民的傳統獵物外，亦是平地人口中的珍饈，素有「一羌二兔」之說法。

台灣山羌過去亦廣泛分布於全島各地，然而受到強大獵捕壓力的影響，淺山地區或是容易進去的山區，山羌都已被獵捕殆盡，使山羌變得極為稀有、甚至區域性滅絕。1987年針對66家山產店調查顯示，每家山產店平均每年交易山羌量達636隻。近年來，吾人的訪查及實地觀察亦顯示山羌依舊受到相當大的獵捕壓力。尤其在原住民傳統利用中，山羌一直是主要的狩獵對象。

野生動物保育法實施後，山羌被列為珍貴稀有的保育類野生動物。理論上，若有適當之保護，則山羌的族群將迅速成長，因為山羌的繁殖力強，出生一年後即達性成熟，具有相當高的繁殖潛力。然而，目前台灣山羌依舊僅分布在深山人煙罕至或保護良好的地區，此乃因目前台灣山林依舊存在相當之

台灣山羌在台灣南北兩個族群中的
基因型分布

基因型 (Hap)	北部族群	南部族群
1	24	1
2	6	4
3		2
4	3	11
5	11	3
6	1	1
7	4	
8		2
9		1
10	1	
11	1	1
12		1
13		1
14	2	
15	1	
16	5	
17		3
18		1
19		1
20		2
21	1	
22		2
23		1
總計	60	38



台灣山羌粒線體DNA控制區序列片段之23種Haplotype與中國山羌個體之親緣關係樹狀圖。



被棄置的山羌腐屍

狩獵壓力，許多狩獵交易轉向地下化，市場依舊存在，使山羌族群回復速率相當緩慢。令人憂心的是，部分山羌的基因型只出現在少數地區，若小族群未有適當之保護，則未來將面臨基因型消失，或是亦因族群過小而產生基因漂變。

在台灣三種鹿科動物中，梅花鹿野外族群在台灣山野的消失，即是狩獵造成族群滅

絕的最佳案例，雖然政府積極地進行梅花鹿族群的復育，然而復育族群的遺傳多樣性相當低。已經失去的遺傳多樣性，卻是人類所無法創造的。為有效保育山羌的族群，針對一般社會大眾，應加強進行野生動物保育觀念之宣導，使大眾了解「一時的口腹之慾，將使野生動物族群面臨生存危機」。針對原住民之傳統使用而言，應導向合法合理的利用，規劃合宜的狩獵管理制度，控制狩獵數量，避免因管理失控而危及族群的生存。

未來展望

台灣位於亞洲大陸棚東緣低緯地帶，為一個大陸性島嶼，曾長期與大陸相連，為大陸生物由西向東遷移之終點及南北交流之中途站，具極重要的生物地理位置。此外，台灣島內具大面積之高聳山地地形，兼之冰河期數度間歇性相連，影響動物之地理分



強大的獵捕壓力，是山羌在台灣許多山林地區銷聲匿跡的主因之一。



山羌的足跡

布，造就台灣豐富之生物多樣性。

分析台灣山羌族群之長期族群數目的變動，若以前次冰河期為台灣山羌族群的縮減期，間冰期則可視為族群成長時期，可以推論約有18,000年間，台灣山羌族群呈成長趨勢。但是近四百年來，台灣島內的開發劇烈，山羌的棲地亦逐漸縮減，短期的族群數目變動，仍需持續監測野外族群，佐以族群遺傳資料，方可制定務實可行的保育策略。

未來仍應持續進行山羌的保育遺傳多樣性研究，加強中央山脈保育軸現有保護區的經營管理。優先保護山羌基因型較多區域，並建立合理的野生動物經營管理制度，避免過度獵捕或棲地破壞，導致局部地區基因型的消失。

延伸閱讀

McCullough, D.R. 1974. Status of Larger mammals in Taiwan. Tourism Bureau. 36pp.

王穎、印莉敏。1990。台灣地區山地鄉對野生動物資源利用的調查（II）。行政院

農委會79年生態研究第12號。65頁。

王穎、林文昌。1987。台灣地區山產店對野生動物資源利用的調查（II）。行政院農委會。77頁。

王穎、陳怡君、王佳琪。2000。台灣中大型保育類草食動物現況之調查（二）。行政院農委會。28頁。

王穎、陳怡君。1999。台灣中大型保育類草食動物現況之調查。行政院農業委員會。29頁。

王穎、1986。台灣地區山產店對野生動物資源利用的調查（I）。行政院農委會75年生態研究第11號。91頁。

王穎。1988。台灣地區山產店對野生動物資源利用的調查（III）。行政院農委會。62頁。

陳怡君、王穎。2001。玉山國家公園瓦拉米地區訪客數量對山羌之影響。國家公園學報。11（1）86-95。

陳怡君、王穎。2000。瓦拉米地區臺灣山羌之活動模式。師大生物學報。35（2）：145-155。

美國俄亥俄州立大學博士，興趣與專長為野生動物行為及生態研究、野生動物經營管理、鳥類學、哺乳類學及遊憩生態學等。

王穎老師從小就喜歡在田野間玩耍，與蟲魚鳥獸為伍，對大自然具有濃厚的興趣，在求學時代，就經常一個人背著包包前往山林中探索，並立志將來要從與事野生動物相關的工作。

1970年代早期，他赴美攻讀野生動物學博士，選擇加拿大雁為研究對象，在沼澤中記錄雁鴨生活的點點滴滴，度過了難忘的四個雁鴨繁殖季節。在閒

暇之餘，並積極參與各種動物的研究工作，如黑熊、狼、狐狸及鹿等，奠定了野生動物學研究及經營管理的基礎。1983年回台灣後，王穎老師即任教於國立台灣師範大學生命科學系至今。歷年來所從事之野生動物研究可略分為四大領域：台灣梅花鹿復育計畫、鳥類研究、中大型哺乳動物研究、原住民對野生動物資源之利用。

他是一位身體力行的研究者，經常帶領研究生和助理深入台灣各地山區進行野生動物的調查，一個月中，常有一半以上的時間在野外度過，並甘之如飴，是研究生眼中精力充沛不知疲勞的人。王穎老師有教無類，從事野生動物研究20多年來，培養了許多對野生動物研究及保育有興趣的人。



王穎

國立台灣師範大學生命科學系



「我們眼中的草，別人心中的寶」 ——台灣的芒草

撰文／周昌弘·黃生·蔣鎮宇·許再文·江友中

攝影／許再文·江友中

芒

草為泛亞洲到太平洋分布的禾本科植物，以生長快速著稱，在破壞地中會快速地佔領棲地，發育成優勢植物。1930年代，歐洲人因為喜愛芒草常綠的特性，特別由亞洲引進歐洲種植，作為庭園造景植物之一。由於其生長快速，注重環境保護的歐盟國家也因而注意到它豐富的生產量，將之列入重點開發的能源作物，尤其是1997年12月在日本京都，由「聯合國氣候變化框架公約參加國三次會議」制定的「京都議定書」（BOX 1），將目標定在「將大氣中的溫室氣體含量穩定在一個適當的水平，進而防止劇烈的氣候改變對人類造成傷害」，其中二氧化碳的排放量更是最重要的一環，因此，歐洲科學家加速進行芒草的改良，將中國芒（*Miscanthus sinensis*）和蔗芒（*Miscanthus sacchariflorus*）雜交，形成三倍體的巨芒（*M. x giganteus*），其快速生長的特性，使之成為一種新興農作物，生物量高達每英畝14噸，可作為纖維、火力發電廠燃料，並達成二氧化碳固定的目的。

然而，此類植物的原生地區，包括亞洲到太平洋島嶼，對於此類植物至今仍不重視，甚至認定其為雜草，殊不知這類植物早已成為歐美科學家眼中的「寶」了。

芒屬植物全世界約20種，主要分布於亞洲東南區域和環太平洋群島，今日已擴展至全世界。在芒屬植物的地理分布上，依據過往的採集與鑑定紀錄畫分，可區分為三大群，第一大群由中國芒（*Miscanthus sinensis* Anderss.）及其變種所形成之大群，主要分布區域以中國大陸東部為主體、包括朝鮮、日本、琉球群島、小笠原群島、台灣、菲律賓群島、馬來西亞及印度南部等地區，形態上的變異極大，造成鑑定上的困難與分歧；第二大群由五節芒（*Miscanthus floridulus* (Labill.) Warb.）所形成的大群，主要分布於南中國（華南、安徽、江蘇）、東亞地區（日本、台灣、菲律賓群島、印尼群島）、印度、中南半島、玻里尼西亞、斐濟及南太平洋諸小島；第三大群則由尼泊爾芒（*Miscanthus nepalensis* (Trin.) Hack）為主、共11

BOX 1 京都議定書

全名為「聯合國氣候變化框架公約京都議定書」，簡稱「京都議定書」、「京都協議書」或「京都條約」，是1992年通過的「聯合國氣候變化框架公約」（United Nations Framework Convention on Climate Change，簡稱UNFCCC）的補充條款。是在1997年12月，約有一萬名代表、觀察員和新聞記者參加在日本京都主辦，由「聯合國氣候變化框架公約」參加國三次會議所制定的。其目標是「將大氣中的溫室氣體含量維持在一穩定的水平，以防止劇烈的氣候改變對人類造成傷害」。

會議協商一致決定通過一項議定書，其中規定，至2008年至2012年之間，工業化國家的溫室氣體排放總量應比1990年至少削減5%。京都議定書的簽署期為1998年3月16日～1999年3月15日。生效條件為：至少有55個「公約」締約國、其中至少有占工業化國家1990年二氧化碳排放總量55%的發達國家批准本議定書之後第九十天起才行生效。此議定書已於2005年2月19日正式生效。

種所形成之大群，分布範圍主要環繞於喜瑪拉雅山區域為主，涵蓋中國大陸之雲南、四川等地、以及印度北部、巴基斯坦、緬甸、尼泊爾等地。

台灣的芒草

在台灣，芒草佔據了破壞地、荒地、惡地和高山，形成優勢草原，如陽明山小油坑

地區（圖一A）和高山地區（圖一B），其生育地複雜多樣，造就了台灣芒屬植物的複雜性。台灣的芒屬（*Miscanthus* Andress.）分類研究，在日治時期是依據日本植物學者本田正次所著之《日本禾草科專論》為主，將當時日本殖民地台灣的芒草區分為三種及一變種。1978年出版的《台灣植物誌》第一版中，由許建昌博士將台灣芒屬植物

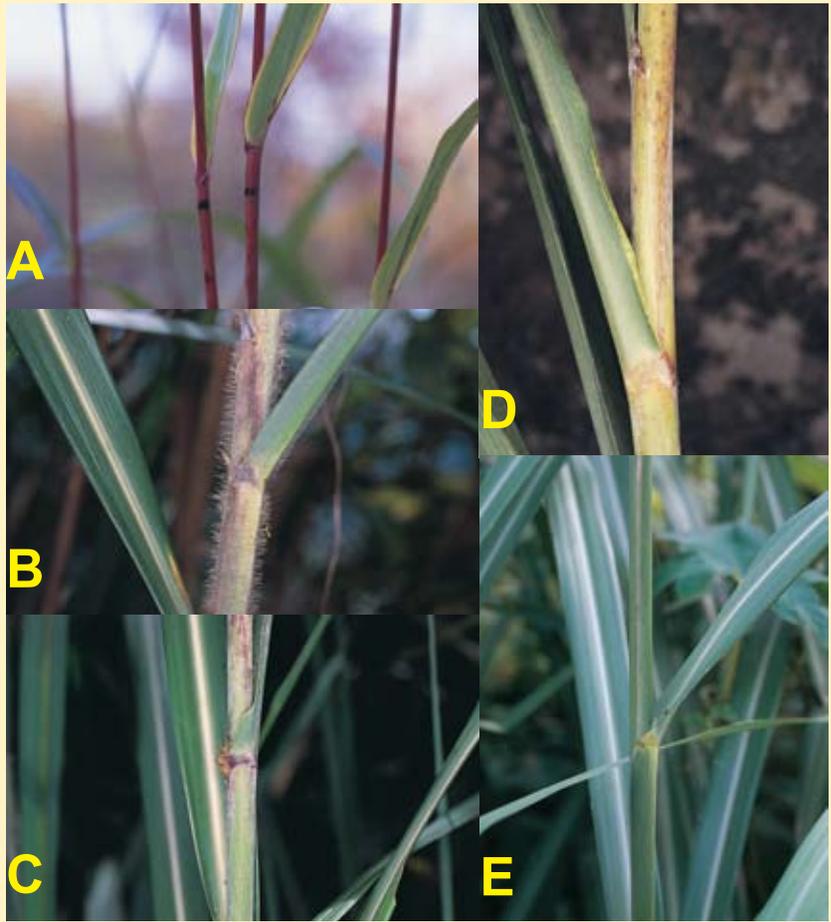


A



B

圖一、芒草所形成的草原。
A、白背芒形成的低海拔芒草原；
B、高山芒形成的高山草原。



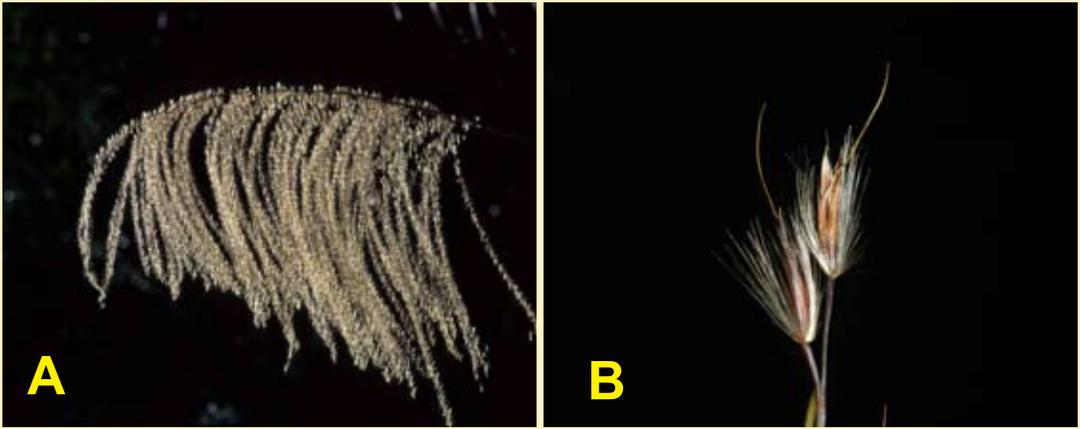
圖二、中國芒各變種葉鞘毛特徵構造。A、中國芒葉鞘上的毛會脫落；B、台灣芒葉鞘上的毛會宿存；C、高山芒葉鞘上毛稀疏、D、白背芒葉鞘上不具毛；E、八丈芒葉鞘不具毛。

區分為五種及二變種，至1994年李瑞宗博士的博士論文中，依據芒屬植物的葉鞘毛特徵（圖二）、葉背顏色、花序（圖三A）和小穗（圖三B）特徵為基礎，將台灣芒屬植物區分為五節芒（*Miscanthus floridulus* (Labill.) Warb.）一種和台灣芒（*Miscanthus sinensis* var. *formosanus* Hack）（圖四A）、白背芒（*Miscanthus sinensis* var. *glaber*）（圖四B）和高山芒（*Miscanthus sinensis* var. *transmorrisonensis* Hayata）（圖四C）三變種，但對於許建昌博士所區分之八丈芒（*M. sinensis* var. *condensatus*）（圖四D）則未處理。

所以依據上述分類學者的觀點，可將中

國芒複合群區分為上述四個變種。而在四個變種中，有三個變種為台灣所特有。八丈芒主要特徵為在葉片下方有瘤狀乳突；台灣芒主要特徵為葉鞘表面具有軟毛；白背芒小穗具有短柄，外穎具有三出脈；高山芒小穗柄長，外穎具有五出脈。李瑞宗博士則認為，中國芒在台灣不存在，但其特徵與台灣芒相近，差異在於中國芒葉鞘上的軟毛會脫落，台灣芒則為宿存。

由於台灣的地質複雜、海拔變化大，分布於不同生育地的芒草外形變異極大，導致分類上的鑑定難度很高。更因為分類時使用的特徵依據不同，而出現不同的區分方式，顯示此類型的植物在台灣地區的遺傳變異相



圖三、芒草花序(A)和小穗(B)的外部形態



圖四、台灣分布之中國芒各變種外部形態特徵。台灣芒(A)、白背芒(B)、高山芒(C)和八丈芒(D)外部型態。

當大，因此，針對現今對於「京都議定書」之約束的因應，能源作物的發展勢在必行，台灣芒草植物的遺傳變異，將成為未來的種原寶庫。

1972年周昌弘與其助理、研究生及同仁從事芒屬植物的基礎研究，包括化學生

態、生理生態、分子生態及地理親緣演化的研究成果頗豐，均已發表在國內外學術期刊（Chou and Chung, 1974; Chou and Lee, 1991; Chou et al., 2000; Chou et al., 2001）。

分子證據檢驗分類群

分子生物學的發展，使得以往僅靠形態解剖特徵作為鑑定依據的藩籬被打破；利用DNA資訊，提供了新特徵做為分析，將分類學帶入了系統學的新領域。此DNA特徵，是由父母系統代代傳遞至子代中，能輕易確認親本與子代間的關聯，而植物更比動物多擁有一組屬於母系遺傳性質的「葉綠體基因組」。因此，葉綠體DNA更成為系統學研究上追蹤母系來源的一個有效標示物。所以，研究人員得以利用葉綠體DNA（圖五）及細胞核DNA（圖六）的分子證據，來探討台灣芒屬植物之間的關係。

根據近年的分子證據結果，台灣產芒屬植物至少包括二個種，即五節芒（*M. floridulus*）和中國芒複合群（*M. sinensis*），其中尤以中國芒的歧異度最為繁複，其涵蓋分布於台灣中部以北近郊的白背芒（*M. sinensis* var. *glaber*）、中海拔山地的台灣芒（*M. sinensis* var. *formosanus*）、高山地區海拔2,600公尺以上的高山芒（*M. sinensis* var. *transmorrisonensis*）台灣東南沿海地區分布之八丈芒（*M. sinensis* var. *condensatus*），這些變種複合體構成了台灣生態體系中優勢的草原物種。

在細胞核DNA的分子證據（圖六）上，顯示白背芒和台灣芒會混雜在一起，代表這二變種在形態上雖然有可供區分的特徵、但在分子證據上的區分卻並不良好。在葉綠體DNA證據（圖五）中，白背芒和台灣芒則呈現姐妹系群的關係，所以結合葉綠體和細胞核DNA的結果，台灣芒屬植物中的中國芒複合群，在外部形態上具備可區分

的特徵，但分子層次上的分離尚淺，可能與其播遷的歷史相關，應是祖先族群受到台灣地形的多變化影響，為適應不同海拔高度的環境，所發育出來的特殊變異物種。台灣芒與白背芒雖有海拔上不同分布之趨勢，但二變種間在交接帶的地區會混生，二變種間的生殖隔離藩籬不完整，造成彼此間仍有雜交而造成基因流轉，演化命運上尚未獨立分離，種化過程也尚未完成。

台灣的地質歷史造就了芒草的多樣性

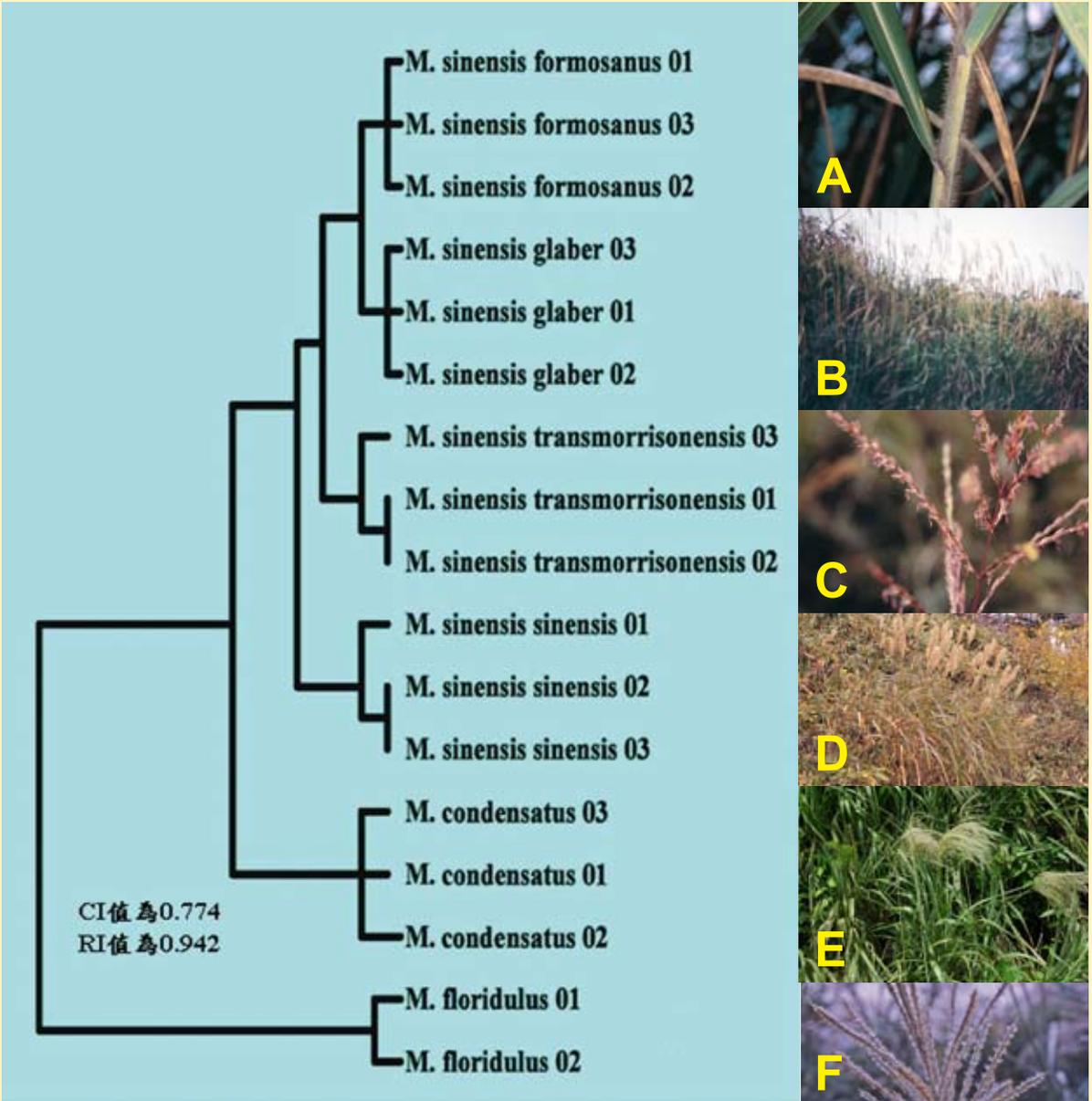
台灣為一大陸型的島嶼，不論在地質歷史、動物、植物相上，都與亞洲大陸有密不可分的关系。台灣原為亞洲陸塊的邊緣，由於地質的變動，使得台灣海峽逐漸陷落而分離，但因冰河擴張導致海平面下降，台灣、大陸與琉球群島之間可藉由陸橋連結，因此，生物物種可經由這樣的路徑遷移、導致族群的交流現象。直至最後一次冰河撤退（大約距今二萬年前），全球氣溫顯著回升，海洋水位上升、造成島嶼各自獨立，位於島嶼上的生物族群因遷移路徑的斷裂而隔離分化，因此造成台灣與鄰近太平洋島弧各島嶼具有極高的物種歧異度及特有種比例。台灣的芒草與大陸地區的芒草相似而不完全相同，應為冰河退卻導致海平面上升、陸橋消失，擴散至台灣的芒草祖先族群和大陸地區族群基因交流中斷，使得族群呈現孤立化的現象；而芒草為了適應台灣不同海拔高度環境的差異，產生了基因漂變，再加上適應當地環境的天擇作用，形成了各族群分化的現象，因而使得台灣的中國芒出現高度的形態變異情形。

結語

台灣芒草分布廣闊，能適應不同的生態棲地，如農地、鹽分地、乾旱地，甚至重金屬污染地，分布範圍更是從平原到山坡地、低海拔到高海拔地區均有之。如此廣大的分布區域，造成芒草對棲地的適應能力強。經物種演化的過程，芒草已由一原種經由遺傳

變異的累積，形成目前台灣芒草的高度變異情形。然而，在我們眼中會割人的「雜草」，卻因為生長快速、生物量累積能力強大、可供作纖維、火力發電燃料和二氧化碳固定等等特性，成為注重環境保育的歐美科

圖五、利用葉綠體DNA基因間隔片段的分子證據所得結果，顯示台灣芒屬植物至少可區分成中國芒（A.台灣芒、B.白背芒、C.高山芒、D.中國芒和E.八丈芒）和五節芒（F）二大系統；中國芒各變種在葉綠體分子證據上呈現單系群而分離。

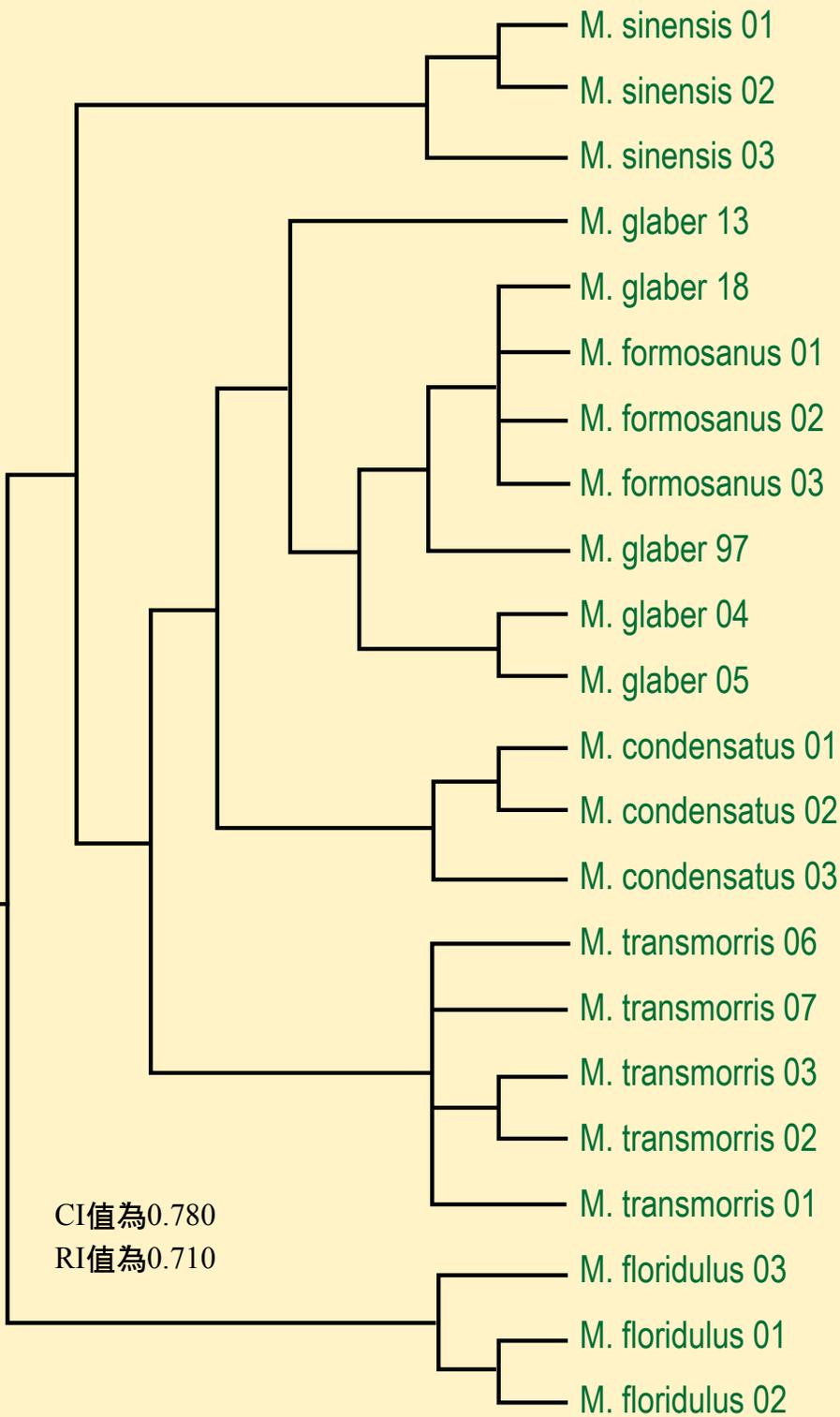


學家眼中的「寶」；而台灣芒草具有高度遺傳變異，更是科學家眼中尋找可用的遺傳變異作為作物馴化的基礎來源，台灣有著這方面豐富的生物遺傳資源，如何將之轉為可持續利用的能源，是國家即刻要投入的研究。

前清郁永河探勘陽明山礦藏，留下了「丹山草欲燃」的詩句，菅芒滿山崗，原是蒼天賜寶藏。

延伸閱讀

- 周昌弘、黃生、陳淑華、郭長生、蔣鎮宇、江友中。1999。台灣芒屬植物生態與演化。科學發展月刊 27卷 頁數 1158-1169。
- 李瑞宗。1994。臺灣芒屬植物的族群與其在民族植物學上角色之研究。國立臺灣大學植物學研究所博士論文。
- Chou, C. H., T. Y. Chiang and Y. C. Chiang. 2001. Towards an integrative biology research: a case study on adaptive and evolutionary trends of *Miscanthus* populations in Taiwan. *Weed Biology and Management* 1(2): 81-88.
- Hsu, C. C. 1978. Gramineae (Poaceae). In *Flora of Taiwan*. Edited by H. L. Li, T. S. Liu, T. Koyama, C. E. DeVol. Vol. V. Epoch, Taipei. pp. 372-783.
- Honda, M. 1930. Monographia Poacearum Japonicarum, Bambusoideis exclusis. *Journ. Fac. Sci. Imp. Univ. Tokyo Sec. III. Bot.* 3:1-484.
- Moses, R. 2001. Drive your car into the ground. *Environmental Health Perspectives* 109:A416.
- Raghu, S., R. C. Anderson, C. C. Daehler, A. S. Davis, R. N. Wiedenmann, D. Simberloff, R. N. Mack. 2006. Adding biofuels to the invasive species fire? *Science* 313:1742.
- Chou, C. H., Chiang, T. Y. and Chiang, Y. C. 2001. Towards an integrative biology research: a case study on adaptive and evolutionary trends of *Miscanthus* populations in Taiwan. *Weed Biology and Management* 1: 81-88. (Special Review)
- Chou, C. H., Chiang, Y. C. and Chiang, T. Y. 2000. Genetic variability and phylogeography of *Miscanthus sinensis* var. *condensatus*, an apomictic grass, based on RAPD fingerprints. *Canadian Journal of Botany* 78:1262-1268
- Chiang, Y. C., Schaal, B. A., Chou, C. H., Huang, S. and Chiang, T. Y. 2003. Contrasting selection modes at the *Adh1* locus in outcrossing *Miscanthus sinensis* vs. inbreeding *Miscanthus condensatus* (Poaceae). *American Journal of Botany* 90 (4): 561-570.



圖六、利用細胞核DNA核醣體內轉錄基因間隔片段的分子證據所得知結果，顯示台灣芒屬植物至少可區分成中國芒（A.中國芒、B.白背芒、C.台灣芒、D. 丈芒和E.高山芒）和五節芒（F）二大系統；中國芒之白背芒和台灣芒二變種在細胞核DNA核醣體內轉錄基因間隔片段的分子證據，呈現混雜的現象。



周昌弘

中央研究院院士
中國醫藥大學生物多樣性研究中心

國立台灣大學植物學系理學士、美國加州大學聖塔芭芭拉校區博士、加拿大多倫多大學植物學系博士後研究。1972年返國任職中央研究院植物研究所，合聘於台灣大學。自此開始研究台灣芒草植物及森林植物相剋作用，探討植物族群之優勢性以及族群消長之機制。近年來以分子生物技術研究芒屬植物之地理親緣關係，以瞭解芒屬植物之演化、及農業生態系上作物連作障礙與生物防治之研究。先後獲國科會研究傑出獎、特約研究、傑出特約研究獎、教育部學術獎等。學術貢獻備受國際肯定，1993年當選「發展中世界科學院」（原「第三世界科學院」，TWAS）院士，1994年當選中央研究院院士。復於2001年獲頒教育部國家講座，2003年獲頒日本創價大學最高榮譽賞。周教授學術研究之餘，對推動國內生物多樣性研究及落實稀有動植物之保育工作亦不遺餘力，更於1997年至2000年擔任國際生物科學聯合會副會長。



江友中

屏東科技大學生命科學系助理教授

國立台灣大學植物學系理學士及理學碩士、國立台灣師範大學生物學系博士，主修族群遺傳和分子演化學、美國聖路易市華盛頓大學生物學系博士後研究員。2005年返國任職屏東科技大學生命科學系至今。近年來研究方向為族群遺傳學及親緣地理學，以東亞島弧分布之特有植物為研究對象，前後針對芒屬植物、琉球松、台東蘇鐵、繡球茜、水筆仔等植物進行親緣地理研究。



生物多樣性與生物技術——
作物的馴化與
二次綠色革命

撰文／Barbara A. Schaal, Kenneth M. Olsen, Jason P. Londo, 蔣鎮宇



類文明的開展與農作物及畜產的馴化有著密不可分的關係，現今

人類餐桌上所食用的糧食，無一不是野外植物馴化的結果；人類馴化的行為幾乎與古文明的發展同步，一如小麥與大麥的馴化約發生在距今10,000年前的肥沃月灣（兩河流域），以及玉米的馴化則發生在現今的墨西哥，距今約9,000年前。相對而言，作物在亞洲的馴化時間較晚（距今約7000年前），但似乎也較為多元，馴化的種類包括水稻（Londo et al. 2006）、大豆、蔥、茶葉、香蕉以及奇異果（後來在紐西蘭的馴化）。農業行為的伊始與發展，徹底改變了人類的文明內涵。

無庸置疑的，人類依賴糧食、尤其是穀類作物而生存。儘管近年來，先進國家（包括台灣）人民的碳水化合物消費有逐漸下降的趨勢（因為營養的過剩），但不可諱言的，水稻、小麥等穀類作物仍是人類最主要的糧食，不因飲食的精緻化而有所改變。相較於已開發國家的食糧過剩，第三世界每天卻有無數饑餓人口瀕臨死亡邊緣。事實上，人類的糧食問題既患寡又患不均，先進國家的人口總數遠不及第三世界的人口，根據社會學者預估，到了2050年時，全球人口總數將打破100億，屆時世界的糧食問題將更趨嚴重。

綠色革命與糧食危機

馬爾薩斯（Thomas R. Malthus, 1766-1834）的人口論中提到，地球上自然資源（糧食）有限，但人類的族群卻會無限制地擴張，甚至超越整個生態系的承載力，因此飢荒、黑死病、戰爭終究難以避免。他



雲南紅河的香蕉，是當地重要的經濟收入來源。
攝影／蔣鎮宇



水稻是人類最重要的糧食作物之一
攝影／Jason P. Londo



的論述引發了達爾文「物競天擇」的學說（亦即天擇是生物演化的機制），影響後世甚鉅；如今，兩個世紀過去了，馬爾薩斯的學說依然成立，人類爭取自然資源的戰爭從未停歇，然而人類在農業生產方面的成就卻遠遠超越當時的預測，尤其在廿世紀中葉，發生了第一次綠色革命，因為人類大量使用化學肥料並善用水利灌溉，使得穀類與糧食的產量大為增加，更因而改變了農業生物學者對作物生產量及品質的看法，使得人類樂觀地相信糧食作物的生產有許多增長的空間，如果馬爾薩斯再世、看到人類糧食的多元與量產，必然會瞠目結舌。廿一世紀是生物學的世紀，讓人類圓夢的，不再是艱澀的物理學或化學，而是新興的生物科技，人類賦予生物學者新的使命——餵飽第三世界，精緻化已開發國家的食糧。

綠色革命確為人類的糧食問題帶來了解決的生機，這樣的成果可以從先進國家糧食無虞的事實得到證實；然而，當今全人類的糧食危機卻未因為綠色革命而獲得解除，正當先進國家的人民在享受美食的同時，第三世界國家每天卻有數百萬人在挨餓甚至瀕臨死亡，「不患寡而患不均」正是最好的寫照。另外一個衝擊人類農業的問題，卻是糧食作物過度地使用農藥。

第三世界的糧食不足，尤其是幼童營養不良的問題，先進國家（包括台灣）應責無旁貸地提供必要的援助，然而糧食的問題不單純只是提供必要的澱粉類主食，真正影響第三世界孩童健康的，還有微量元素的缺乏，其中包括鐵、碘以及胡蘿蔔素等的攝取，這些當然都跟當地居民食物獲得的來源息息相關。然而，傳統農業的發展不論在質與量上似乎都遇到了瓶頸，亟待突破。

作物的馴化來自野生近緣種

人類主要的糧食作物在新石器時代多已被馴化，包括水稻、小麥、大麥、玉米、樹薯等糧食作物。根據考古人類學及化石的證據，這些主要的馴化事件跟古文明息息相關，主要的馴化中心有三，分別是：距今10,000年前小麥、大麥在肥沃月彎（兩河流域）的馴化；9,000年前食用玉米在現今墨西哥的馴化；以及玉米馴化1,000年之後水稻在亞洲（尤其是中國）開始成為主要的糧食。古文明的興起及糧食作物的馴化，受到全球盛行氣候的影響，距今9,000~10,000年前，地球進入間冰期，最近一次的冰河向極地徹退，全球的暖化及生態環境趨於穩定，造就了各式各樣植物的繁衍及生長。

作物的馴化在世界不同地區分別展開，顯示馴化不全然是偶發的事件，以中南美洲最常食用的瓜類，包括西葫蘆（squash）、南瓜（pumpkin）及瓠（gourds）等來說，這些外形及顏色多變的瓜類植物，提供了當



稻穀具有長芒的野生稻

攝影／Jason P. Londo



稻穀飽滿且不具長芒的栽培稻

攝影／Jason P. Londo



野生稻發達的長芒

攝影／Barbara A. Schaal

地居民重要食物來源。依據前人的研究，食用瓜類約在距今10,000年前於墨西哥的瓦哈卡（Oaxaca）馴化。最近的分子生物學證據（根據mtDNA）指出，這些多樣的瓜至少分別由來自六種以上野生瓜屬植物*Cucurbita*的祖先馴化而來，因而提供了多樣的性狀來源，包括不同的甜度、柔軟度及味道等。儘管如此，這些不同親緣及種類的瓜類果實卻擁有共同的特徵——厚實的果皮。相對地，野生種類的果實則多具柔軟的果皮，並不有利於保存以及長途運輸。科學家發現多數市場上販售的瓜果具有硬皮，是因為富含石細胞的緣故，而決定此一性狀的為一個單一基因hard rind (Hr)，顯然地，人類透過對此一性狀的篩選，讓不同種類的瓜在決定果皮硬度的基因上被選擇固定下來（fixed），也因為有這樣的特徵，讓愈來愈多樣的瓜果被馴化出來成為人類的食物。

馴化歷史顯現出先民的智慧，主要穀類作物的馴化也同樣經歷了人類長久卻又精細的篩選過程。以水稻為例，能生產更多稻穀的飽實稻穗，必定是先民篩選稻米的首要性狀（當然要先確定的是稻米的可食性），但要能承受稻穗重量的條件，又必須是較為矮莖及粗壯的植株，而由旱稻篩選為水稻又是另一繁複過程，成熟後會自動落穗至水田、自然成了不利的性狀，因此不落穀的性狀又被篩選了出來。從此農民在稻穀收穫之後，都必須藉由打穀來收集穀粒與去殼。相對地，小麥必須經過研磨成粉才能製作食品，成熟後自動落穀反而成了有利的特徵。

先民智慧令人激賞的另一個例子，是茶葉在中國的馴化。中國茶樹（*Camellia sinensis* (L.) Kuntze）是茶屬植物中極少數



雲南紅河州的野生茶森林

攝影／蔣鎮宇



兩株千年的老茶樹

攝影／蔣鎮宇

具有茶香的種類，而負責「茶香」的基因僅表現在所謂「一心二葉」的幼嫩葉片上；神農嚐百草的故事或許可以解釋人類在作物馴化過程中所可能的「嘗試錯誤」過程，但等到生物學者以精密儀器測知，茶葉老葉有高於新葉兩百倍的重金屬鋁含量時，真是叫人不得不讚嘆老祖宗的智慧。

長久以來，人類根據所欲性狀不斷對野生植物進行篩選，儘管到了廿一世紀的今天，人類仍對野生蔬果進行馴化，山蘇花、饑荒草便是例證，也因而豐富了我們食物的選擇。

重建作物馴化的中心

六〇年代的綠色革命，曾利用化學肥料及遺傳育種的方式大大提升了作物的產量，養活了更多的人，但是，人口無限制地增長（尤其是第三世界國家），卻再一次造成糧食危機及飢餓的恐慌。無可諱言地，生物科技為第二次綠色革命帶來了曙光，利用基因重組及轉殖技術，生物學者的確可以讓所欲的性狀，甚至在親緣較疏遠的物種上表現出來，雖然轉殖技術上仍有許多缺點及不確定性，但是在科技發達的今日，的確可以讓人們期待許多令人鼓舞的新發現及生技產物。

生物科技截至今日最偉大的成就，要數



林下掉滿地的茶籽

攝影／蔣鎮宇



茶的果實與茶籽

攝影／蔣鎮宇

對許多模式物種基因體分子序列的完成。植物最佳模式當然是基因體較小、生命週期較短的阿拉伯芥及水稻，其中水稻的基因體雖然大於阿拉伯芥（水稻基因體430 million bp）、遠小於玉米（3 billion bp）、大麥（5 billion bp）及小麥（16 billion bp），但與其

他穀物同屬禾本科的事實，以及同源基因保育的對應，讓水稻在後續的生物技術發展更有價值。

然而，人類在作物馴化過程中的強力篩選，使得作物快速達到人類需求的性狀，如此強烈的人擇所付出的代價，不但是形態的多樣性消失、而變得單一，許多遺傳變異亦無可避免的從作物中流失，其效應有如迫使被篩選物種經歷一瓶頸效應（bottleneck）。以玉米馴化為例，栽培種玉米僅保存了野生玉米約36%的對偶基因總數，同樣地，栽培水稻的多型性基因數量只有野生稻的75%，而基因型甚至只有野生稻的一半。相對地，野生稻的族群一般保有極高的基因歧異度及高的異基因合子比例，外部形態亦較多變，抗病及抗逆境力強。野生稻具有許多栽培稻並不具備的性狀，水稻的栽培面臨最大的挑戰是逆境的衝擊，包括乾旱、低溫、酸性及高鋁的土壤，及病蟲害的襲擊，其中溫度的限制更大大減少了水稻的種植面積與產量；因而抗病、抗寒自然成了野生稻所能提供的自然寶藏。2003年，中國成功地從江西產的野生稻中篩選出「傻瓜水稻」，這個新稻作具有耐寒、耐旱及抗病的特質，足以對抗零下12.8度的低溫，因此成了全球分布最北的稻米族群；最重要的是，傻瓜水稻保有野生稻多年生的特性，水稻的收割可與韭菜相比擬，能夠年年收割。目前傻瓜水稻面臨與其他野生稻相同的問題，也就是亟待提昇產量。傻瓜水稻的例子顯現了野生稻的潛在價值及可應用性。

顯然地，人為篩選造成了遺傳基因多樣性的流失，許多與作物生產相關的有用基因幾乎從作物中消失殆盡；最明顯的例子，莫過於栽

培稻缺乏許多的抗病原菌及抗逆境基因，因此農民必須使用大量的農藥及殺蟲劑。在多數的作物都缺乏健全的遺傳結構下，生物科技單單利用長期馴化過的穀物作為遺傳物質來源，恐難達到二次綠色革命提升作物品質的需求及使命，如何尋求及善用存在於野生近緣種及族群的有用基因，則是生物技術及生物多樣學者，共同努力的課題。

重建馴化及傳播的歷史，則有助於顯示遺傳多樣性熱點的分布，在產業有其正面意義。目前對於栽培作物馴化歷史的研究仍處於早期階段，較為清楚的是玉米、小麥、及瓜類作物。另外，北卡羅來納州立大學透過對糯性基因（waxy）遺傳變異的空間分布，與親緣地理的重建，顯示糯性基因分子演化遠早於水稻分化為日本稻（即蓬來米）及印度稻（即再來米）的歷史，並進一步鑑定出糯米可能是以菲律賓為馴化中心，爾後再向北傳入中國及日本。我們最近的研究（Londo et al. 2006）顯示水稻的馴化至少經過兩次獨立事件，現今的蓬來米（*Oryza sativa* ssp. *Japonica*）以及再來米（*O. sativa* ssp. *Indica*）是分別由南中國及印度中南半島的野生稻（*O. rufipogon*）馴化而來。然而，許多作物，包括水稻、大豆、香蕉、奇異果及茶葉等，雖然依照人類學的證據都指出源自於中國大陸的可能（香蕉除外，其可能來源為新幾內亞），但仍缺乏分子的佐證。

美國華盛頓大學（聖路易市）對樹薯（cassava）起源的研究（Olsen and Schaal 1999），最能說明生物多樣性的保育對二次綠色革命的價值。樹薯為大戟科植物，根莖富含澱粉，適合在貧瘠的土地生長，是全世界第六大糧食作物，幾乎與窮人的食糧畫上



樹薯塊根

攝影／Kenneth M. Olsen



樹薯的植株

攝影／Kenneth M. Olsen

等號。然而低的營養份（僅有澱粉）以及普遍的栽種，造成樹薯幾乎難以換取現金，讓第三世界的貧窮及饑荒問題更為惡化；華大的學者利用核G3pdh基因的遺傳變異及分布重建樹薯的親緣地理，並以此推論這個第三世界（尤其是中南美及非洲）人類澱粉的主要來源作物，可能是從亞馬遜河流域叢林中的野生種馴化而來（cf. Schaal and Olsen 2002），在分類上，野生的*Manihot esculenta* ssp. *flabellifolia*與食用的*cassava*（ssp. *Esculenta*）被處理成不同亞種；而在形態上，野生種除了有樹薯的灌木生活型外，在馴化中心更發現了蔓藤狀的野生樹薯，研究的結果更顯示馴化中心的族群保有最多的基因型及遺傳多樣性。這樣的推論，在生理及生化方

面亦有同樣的發現。站在經濟的立場而言，生產澱粉的樹薯只能用來充饑，僅有較低市場價值，但學者意外地在亞馬遜河地區發現了根部不會合成澱粉而富含糖類的樹薯，這樣的發現為第三世界帶來更佳品質的糧食選擇；不僅如此，許多當地的品系（landrace）含有高量的胡蘿蔔素及鐵，這些發現都將改變樹薯的營養品質，另一方面，也將為第三世界人民帶來財富。更值得一提的是，樹薯粉（即太白粉）在台灣被用來製造粉圓，做

野生樹薯在亞馬遜河流域原始林的生長棲地
攝影／Kenneth M. Olsen





不同的栽培稻地區型（landrace）與野生稻的種子
攝影／Jason P. Londo

成國人喜愛的波霸奶茶，更在太平洋彼岸的美國蔚為風潮，價格為台灣販售的數倍，顯現出第三世界的一種主要食糧，在先進國家的飲食中有無限的附加價值。

這些例證都顯示，野生的作物近緣種、乃至古老的當地的品系蘊含了無價的自然寶藏，長久演化所累積在演化支系（lineage）中的有用基因及遺傳變異，提供了生物技術學者最佳基因轉殖的來源。收集、利用及保育存在於自然界的遺傳寶藏，當是生物科技發展的重要課題。

廿一世紀農業的危機與需求： 二次綠色革命

人類糧食作物的來源，無一不是從野生植物經過人為的篩選馴化而來，例如一年生的水稻是從多年生的野生稻篩選而來、而食用大豆則由野生大豆而來。馴化過程可能是

泰國北部清邁附近的高地梯田與當地的地區型
攝影／Jason P. Londo



漫長的，一如做麵包的小麥，是經由兩次種間雜交及兩次多倍體化所產生的六倍體，相反的例子則是中國茶葉的馴化。雖然中國製茶已經有數千年的歷史，也培育出許多知名的品系，但居民由附近山上採集野茶種子栽植在自家庭院的例子，也時有所聞。儘管如此，大多數的馴化事件都已年代久遠，經過人類長期篩選的結果，使得野生物與栽培種之間有極大的形態差異，比如說7000年前在新幾內亞馴化的香蕉因為是三倍體，與產生多數種子的二倍體野生芭蕉截然不同；而在自然界幾不存在的飽滿玉米穗，更是人類育種上的傑作。

人類透過密集的篩選，改變了植物的特性，並且快速地「固定」所欲的特質，達到育種的目的，然而，這樣的篩選過程無可避免地造成了許多野外性狀、以及決定這些性狀的基因從作物中流失。以水稻為例，大約只有15%~20%的野生稻基因被選擇及利用，所以許多「不利」的性狀自然不在選擇之列，比如會自動掉穀的稻穗、多分枝的植株、以及具有長芒的稻穀等。也因為如此，雖然人類快速獲得了決定稻米多產及高品質的性狀，相對地也付出了相當的代價，愈來愈多的水稻病蟲害及高致病率，迫使農夫噴灑更多的農藥，農藥殘留的問題幾乎發生在所有的蔬菜水果及糧食作物上，毋庸置疑地帶給了大眾健康上莫大的衝擊。

生物技術的發展帶給人類第二次綠色革命的契機，分子生物學者先後完成了阿拉伯芥及水稻等模式植物基因體的序列，加上禾草作物具有相當保守的同源基因對應，更有利於轉殖系統的建立，生物技術的進步必然大大提昇了農業的品質，然而許多提升產量

及農業品質的有用基因（包括對抗逆境、抗病蟲害等），都存在於自然界那些作物的近緣野生種中。

自然界存在無數的生物資源，具有改善人類作物的潛力，生長在中國雲南重山峻嶺中的野生大葉茶森林，其植株具有特殊的茶香，同時也結子無數，在沒有人為干擾的情況下（包括農藥的噴灑）度過了數千年寒暑，即是一例；近年來由於生物多樣性觀念的被重視，以及生物科技的快速發展，許多具有與人類醫藥及保健相關的基因或化合物漸次從野生物中被發現，更有學者提出呼籲，在人類面臨許多新興的猛暴疾病威脅下，廿一世紀醫藥的希望可能就存在於原始森林中曾被認為百無一用、不知名的小花小草身上，這樣的認知強化了自然保育的重要性，也提升了生物學者對所謂「有用基因」（潛在有用）的重視及研究。如何利用生物科技，結合生物資源的多樣性，已經是二次綠色革命最重要的課題。其實人類馴化的行為從未休止（Miller and Schaal 2005），如

何善用野生物的遺傳多樣性提高產量及糧食品質、以及降低農藥的使用，是現今農業的當務之急。

延伸閱讀

- Londo JP, Chiang YC, Hung KH, Chiang TY, and Schaal BA. 2006. Phylogeography of Asian wild rice, *Oryza rufipogon*, reveals multiple independent domestications of cultivated rice, *Oryza sativa*. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 103: 9578-9583.
- Miller A, and Schaal BA. 2005. Domestication of a Mesoamerican cultivated fruit tree, *Spondias purpurea*. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 102: 12801-12806.
- Olsen KM, and Schaal BA. 1999. Evidence on the origin of cassava: Phylogeography of *Manihot esculenta*. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 96: 5586-5591.
- Schaal BA, and Olsen KM. 2000. Gene genealogies and population variation in plants. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 97: 7024-7029.



泰國北部清邁附近的高地梯田

攝影／Jason P. Londo



蔣鎮宇

國立成功大學生命科學系教授

國立台灣師範大學生物系學士、台灣大學植物研究所碩士、美國華盛頓大學（聖路易市）生物學博士。主要研究領域為保育遺傳學及分子演化以及系統分類學。近幾年的研究重點，則著重於東亞島弧親緣地理的重建。



乞丐基因趕廟公！ 外來生物大入侵

撰文／蔣鎮宇 ·

Barbara A. Schaal, John F. Gaskin

(Department of Biology, Washington University, St. Louis, USA) · 許再文

攝影／許再文

入侵生物與生物多樣性的消失

生物多樣性的快速消失是現今人類的生存所面臨最大的危機及挑戰之一，其中棲地的破壞扮演最重要的角色，人類因經濟的需求而對熱帶雨林恣意破壞，使許多來不及被命名的動植物及菌類從地球上消失；而因為森林面積急遽減少，使得地球溫室效應更形惡化的事證，更迫使人類不得不正視這個問題，然而緊隨在棲地破壞之後的生物多樣性殺手，卻是入侵生物對環境的衝擊。以美國為例，被列為有絕滅危機的972種動植物中，約有400種就是因為外來生物的捕食或競爭，造成其稀有及瀕危的處境。

廿世紀末，因全球化的推動，先進國家所造就的經貿活動頻度，已非人類過往的任何世紀可以比擬，但無疑地也提供了生物跨越天然地理屏障的機會。近年來，外來種已被認為是全球環境變遷的重大課題之一，入侵生物對原生物種族群及生態系的衝擊，和

對地區的生物多樣性所產生的嚴重後果尚無法估計。以美國為例，每年因外來入侵生物造成的農業、森林以及醫療上的損失就高達1,230億美金。

根據生物學者的研究，當一個動植物因不同的理由（也許是園藝、建築用途，也許是進口作為食材，也更可能是因上述理由不小心被夾帶進關）被帶到非原生的棲地，就有成為入侵生物的立即或潛在危機。一般人熟知的、也是教科書所列舉的，不外乎缺乏捕食的天敵、競爭者或病原體，這些都可被歸類為外在的因子（extrinsic factors）；然而，內在生理、生殖特性的轉變，乃至物種間因雜交而產生新基因型等等的內在因子（intrinsic factors），卻常受到生態學者或保育工作者忽略（Perrings et al. 2005）。

入侵生物的基因特性

傳統上對外來種的瞭解，常著重在該物種所具有的生態特性，諸如有效傳播到他地、快速適應新環境，並在該地建立穩定聚



土地的開發使得生物多樣性降低，也帶來外來生物的入侵問題。

落的能力，及其對原生生物的多樣性所造成的威脅，近年來才開始有學者探究外來種在演化基因上的特性。一般來說，入侵族群受到天擇及基因漂變的作用，入侵的成功與否，常表現在其基因結構對新環境天擇的反應，而不僅只是生理的耐性或可塑性。因此可藉由基因的表現、基因交互作用與基因體的重新排列來分析入侵機制。現代分子生物學所發展各類分子標誌技術，能直接反應DNA的基因變異，無論是品種鑑定、基因圖譜建構、物種親緣系統演化及親緣地理等研究，皆獲得廣泛的應用。常應用的技術有同功異構酶、RFLP，以及運用PCR技術為基礎的分子指紋技術。分子指紋技術的優點是操作方便、花費較少，且能呈現較高的多型性（polymorphism），使其更有利於分析，可在短時間建立外來種基因結構資料，提供探討外來種入侵機制，作為日後制訂監測及防治策略之依據。

外來種能在新環境成功建立其族群，是因為在該環境中有很強的拓殖能力。一般認為，由於開創者效應（founder effect），外來種的基因變異度在被入侵的環境往往較原產地的母族群為低。然而，基因歧異度的高低與入侵性的關連並未受到詳細討論，若將歧異度與入侵性的高低略加歸類，約可分為四型（表一），其中基因歧異度高、但入侵性低的例子，至今並

未在入侵生物族群中被發現。

入侵生物防治的建議

在制訂防治入侵生物的策略上，應針對不同的基因歧異度特性及入侵性制訂不同的策略。高基因歧異度的入侵生物確實增加防治上的困難，根據學者在生物防治的研究指出，若入侵生物具有高度的遺傳變異，且為不同地區多次引進的結果，由原產地引入天然天敵防治的效果將大打折扣。以小花蔓澤蘭為例，我們建議應先針對基因分化大的族群優先處理，以降低族群間的歧異度，而達到管理控制的目的。至於美洲含羞木，其基因歧異度低，且分布零星，目前看不出嚴重危害的情形，建議可利用機械物理或人為清除的方式處理已知的族群記錄，並長期監控、避免族群的復發；同時由於該屬植物尚有美洲含羞草（*Mimosa diplotricha*）和含羞草（*M. pudica*）這兩種普遍分布全島的入侵植物，應密切監控，避免雜交的可能。其他案例如日本菟絲仔，也是正在台灣尋找機會大行擴張的物種。對於國家現有入侵植物的防制工作，應普遍建立偵測通報系統，針對文獻記錄選擇優先防治之種類、建立遺傳結構的背景資料、追蹤監控其變化，以避免在防治工作上的資源浪費。

表一 入侵生物基因多樣性與入侵性之相關及實例

基因多樣性／入侵性	高	低
高	檉柳（美洲） 葛藤（美洲） 日本紋白蝶（台灣）	？
低	小花蔓澤蘭（台灣） 火蟻（美洲）	美洲含羞木（台灣）



(上) 美洲含羞草 (下) 含羞草

日本菟絲子 (*Cuscuta japonica*) 掛滿樹梢，形成奇異的景觀。



(右頁上)
歐亞檉柳與中華檉柳，Gila River,
Arizona, USA

(攝影/John Gaskin)

(右頁下左)
中華檉柳，Pecos River, Texas, USA
(攝影/John Gaskin)

(右頁下右)
歐亞檉柳的花色彩鮮豔，適合作為
觀賞植物。

(攝影/John Gaskin)



BOX 1 檉柳入侵美國——高基因歧異度、高入侵性

發生在美國的第二大入侵植物，為原產亞洲的檉柳屬植物（*Tamarix*，僅次於千屈菜科的千屈花 *Lythrum salicaria*）。這些木本植物具有優美的樹形及鮮豔的花朵，因此在十九世紀時，被園藝商以合法管道引進美國本土。這類植物在許多國家（包括台灣）被用來作為行道樹，也未有歸化或成為入侵生物的紀錄。然而在美國的西南（南到德州北至猶他州）卻造成生態上重大的衝擊，每年約以60萬英畝的速率入侵到濕地及河岸棲地，以猶他州被檉柳屬植物佔據河床、掠奪了自然水資源最為嚴重。為了防治此一入侵植物，每年耗費的社會資源不貲。有別於其他國家只利用單一種檉柳屬植物，美國前後共引入了約十二種檉柳，其中兩種原本在自然界異域分布的檉柳，是引發入侵大戰的開端。聖路易市華盛頓大學針對入侵美國的檉柳的基因變異進行研究，即發現在核基因組中磷酸烯醇丙酮酸羧化酵素基因（PepC）之介入子產生高度變異，進一步分析，才發現是歐亞檉柳（*Tamarix ramosissima*，原分布於天山西麓）與中華檉柳（*T. chinensis*，原分布於中國東部）的種間雜交，並進行種化作用（speciation）造成高度的基因歧異，因而提升了雜交種在入侵地的適應。藉由基因重組產生的新基因型，更使得不論以機械或化學防治方法、或引入原產地天敵進行生物防治等方法皆難以控制。



BOX 2 小花蔓澤蘭在台灣——低基因歧異度、高入侵性



外來入侵植物——小花蔓澤蘭

國內對外來種遺傳多樣性的研究其實並不多，喧騰一時的小花蔓澤蘭 (*Mikania micrantha*) 於1986年在屏東萬巒首次被採集，於2002年正式發表，這種入侵植物對台灣原生植被所造成的影響，也才開始陸續受到研究。小花蔓澤蘭藉由快速的垂直生長，攀緣繞附其他樹木，而後在樹冠層水平擴張、遮蔽陽光，導致附主植物生長阻礙甚或死亡；此外，這種原產於加勒比海沿岸的菊科植物，在原生地多以有性繁殖維繫其族群的基因多樣性，然入侵台灣及其他亞洲國家（包括中國）後，其無性繁殖的比率明顯提高；另一方面，菊科植物具有輕而多的小冠毛，可藉風力散播數量龐大的種子，加速了小花蔓澤蘭拓殖的速率，因此迅速蔓延全台，造成空前的生態危機以及防治上極大的困難。



小花蔓澤蘭產生大量的果實



(右頁) 小花蔓澤蘭
野外危害情形

有別於檉柳的種間雜交及葛藤族群間雜交的高基因歧異度，造成台灣生態最大衝擊的小花蔓澤蘭植物，雖然具有極高的入侵性，但根據中山大學進行DNA的簡單序列重複區間（ISSR, inter simple sequence repeat）的數據分析指出，小花蔓澤蘭具有極低的族群內基因歧異度，然而族群間卻擁有相當程度的變異，據此可以推測小花蔓澤蘭有多次入侵台灣的歷史，受到人為活動的隨機散布，各地族群由少數個體（開創者）所建立，因此易受基因漂變的影響造成族群的分化，其族群間的遺傳分化（ $G_{st} = 0.59$ ），甚至高於台灣原生種蔓澤蘭（*Mikania cordata*， $G_{st} = 0.55$ ），使得族群結構呈現複雜又穩定的狀態，無疑地造成了防治上的困擾。



台灣原生的蔓澤蘭，與小花蔓澤蘭外型極為相似。



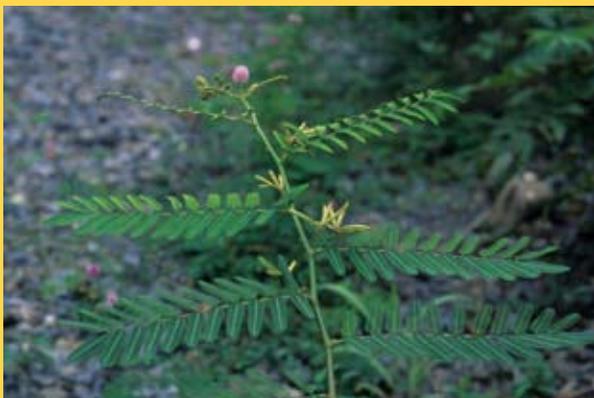
BOX 3 美洲含羞木——低基因歧異度、低入侵性

有些外來種生物雖在某些地區表現出強烈的入侵性，然在不同生態環境中其拓殖的能力卻不如想像中強烈，該遺傳多樣性受到開創者效應及瓶頸效應（bottleneck effect）的影響，而呈現較低的歧異度，最後僅成為當地的歸化種（naturalized species），亦即這些種類成功的建立了它們的族群、也可以在野外完成生活週期，但對生態只產生有限的干擾，從台灣馴化植物的紀錄中即可見不少外來種是呈現稀有狀態。另外一種可能，則是因為其入侵時間不長，尚未建立足夠的族群量、達到擴張的事實。

原產於南美洲的美洲含羞木（*Mimosa pigra*）近年來快速地在熱帶亞洲（如泰國）及澳洲地區開闊的濕地環境拓殖，嚴重影響當地河川水域、耗盡水資源，對當地原生動植物的生存造成很大的衝擊。在台灣，自1999年第一次記錄到美洲含羞木的入侵以來，現已蔓延至台東、屏東、高雄等縣市之河床、道路邊，似乎有持續擴展的趨勢。根據目前的記錄，這種植物在本島的分布是其全球地理分布的北限，可能受到氣候的影響，各族群採零星分布、且由少數個體所組成。我們根據美洲含羞木現有的族群分布，採集自台東達仁、屏東壽卡及高雄小港等地的族群樣本，經隨機擴增多型性DNA（RAPD）分子指紋技術比對，發現族群間並無任何歧異度存在，顯示彼此源於單一親本，推測應為單次入侵的結果。低的基因歧異度及入侵性似乎暗示低的潛在危機，然而，最近在台南關廟新族群的發現，卻代表美洲含羞木向北推移，全球暖化的趨勢更加深保育工作者對此一植物可能擴張的憂慮，尤其考慮對水資源的枯竭及耗損，避免美洲含羞木入侵南部水庫，可能才是當務之急！

澳洲根據防治美洲含羞木的經驗，提出了下列警告：

1. 盡量不要讓入侵生物進入森林及濕地，對應策略是防止原生環境遭受破壞。
2. 如果入侵已成事實，要先了解入侵生物的物候，在適當時機（如冬季枯萎或夏季淹水時）移除其族群。對應策略是：訂定優先處理的入侵物種及優先處理區域。
3. 避免在種子成熟時移除植株，以降低種子傳播的機會，所以歸化植物生物學研究與防除及危機處理關係密切。
4. 建立防治績效評估機制，對應策略是加強入侵植物資料庫建立與宣導教育，此點極為重要。
5. 考慮經費的恆常性，避免移除超出預算（次一年度）的植株面積，以免功虧一簣，對應策略是歸化植物生物學研究與防除及危機處理。



美洲含羞木主要發現在台灣南部，但目前族群有向北移動的趨勢。



美洲含羞木的莢果

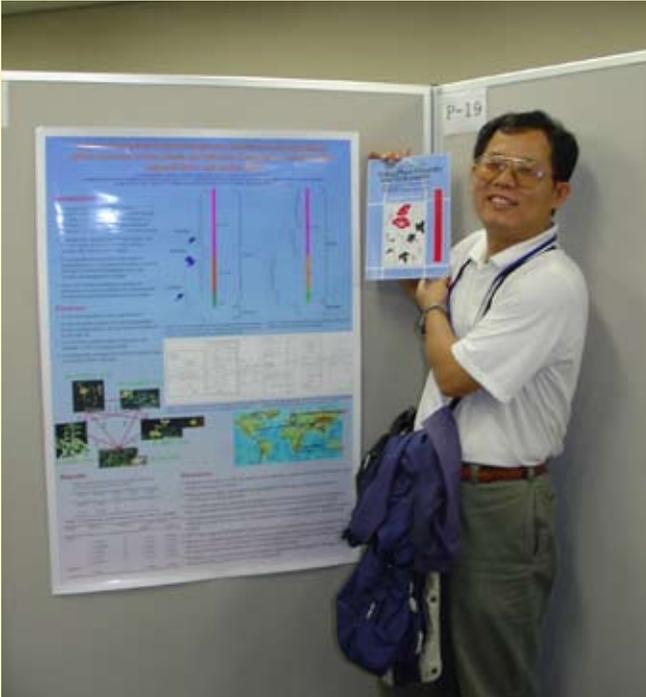
結語

長期以來，歸化植物並未受到相關學者之重視，尤其台灣植物誌並未把全部的歸化植物列入，也造成資料查詢上的困難。近年來生物多樣性備受重視，外來生物因而受到國際關注，台灣也漸有學者投入歸化植物之研究。歸化植物來自全球各地，應加強國際合作、解決此困境，才能降低外來物種造成原生生態或物種的傷害。但歸化植物造成的問題常是區域性的，許多物種在國外歸化時產生的問題，在台灣歸化時卻不一定會發生，所以地區性的研究非常重要。新歸化植物物種的發現，無法發表於國際性期刊，也因此造成基礎研究意願低落，許多長久以來即歸化於台灣的物種缺乏學術性的發表，而缺乏追蹤調查。許許多多有關歸化植物的生物學研究，也必須同步進行，防疫與危機處理步驟也需及早訂立。

事實上在眾多引入之外來植物中，大多仍僅見於庭園栽植，並未發現其成為歸化植物。因此，只要進口前參考國外資料、嚴格審核，加以周密管制，並不是所有的外來植物都會入侵本土生態系，造成危害。至於目前已造成入侵危害之種類，除了必須發動全民同心齊力加以防除外，更要教育民眾出國旅遊切勿挾帶種子回國，如此才能標本兼治，達到防制外來植物入侵的效果。

延伸閱讀

- Gaskin JF, and Schaal BA. 2002. Hybrid *Tamarix* widespread in U.S. invasion and undetected in native Asian range. PNAS 99: 11256-11259;
- Wang KH, Hung KH, Hsu TW, Lee YH, Chiang TY. 2005. Association between genetic diversity of invasive species and invasiveness. Pp. 55-60. In S Huang (ed) Proceedings of genetic diversity and conservation genetics of native species in Taiwan. Council of Agriculture. Taipei, Taiwan.
- Agriculture & Resource Management Council of Australia & New Zealand, Australian & New Zealand Environment & Conservation Council and Forestry Ministers, (2000) Weeds of National Significance Mimosa (*Mimosa pigra*) Strategic Plan. National Weeds Strategy Executive Committee, Launceston.
- Gaskin J. F. and B. A. Schaal 2003. Molecular Phylogenetic Investigation of U.S. Invasive *Tamarix*. Systematic Botany 28: 86-95.
- Wu S.-H., C.-F. Hsieh, S.-M. Chaw and Marcel Rejmanek 2004. Plant invasions in Taiwan: Insights from the flora of casual and naturalized alien Species. Diversity and Distributions 10: 349-362.
- 許再文、黃生 2005。沈默的綠色侵略主義。科學月刊。432: 938-944。



許再文

農業委員會特有生物研究保育中心植物組助理研究員

目前於成大生命科學系博士班進修，專長為維管束植物系統分類學、生物地理學，以及保育生物學。

目前專研的植物包括葡萄科、柳葉菜科、十字花科…等等。



植物修復技術—— 安得基因抗重金

撰文／洪國翔·許再文·蔣鎮宇

攝影／許再文·黃朝慶

重

金屬可以大面積污染水源河川、大氣和土壤，對土壤造成污染後，更會嚴重影響植物或作物的生長，一方面造成土地資源的浪費與直接的經濟損失，另一方面則是通過食物鏈危害動物和人類自身的健康。因此，防治重金屬污染已成為相當重要的環境保護問題。在台灣，台南安順場戴奧辛污染、新竹香山綠牡蠣、還有鎘米事件，都是民眾耳熟能詳的重金屬污染事件，而含有重金屬的農作物，更成為令人聞之色變的社會新聞。以台灣地區土壤受重金屬污染的歷史背景而言，最著名的是桃園縣觀音鄉大潭村及蘆竹鄉中福村的鎘米污染事件，這兩個案例都是化學工廠不當排放含鉛及鎘的廢水，造成下游約110公頃的農田受污染。農田土壤一旦遭受重金屬污染，會嚴重危害作物的生長。像是生長在

台南縣安順場戴奧辛污染地

含有鎘污染土壤中的水稻秧苗，其生長明顯受到抑制；除此之外，還會使稻米累積過量重金屬，危害人體健康。因此政府不得不採取強制休耕，以進行土壤復育。

重金屬污染對植物生長與族群結構的衝擊

相對於自由運動、能趨避天敵及惡劣環境的動物，植物演化出一套對抗逆境的策略，包含許多抗逆境基因的參與，其中，土壤內的金屬離子如鐵、銅、鎂等雖然是植物完成生理代謝時所必須，但高濃度的金屬離子，卻與代謝時不必需的重金屬離子（如鉛汞鎘等）無異，都會對植物體造成毒害，不但限制植物的生長發育、更會嚴重地影響植物的存活；其中鎘汙染更是主要的環境重金屬污染之一，人類若食用受到鎘汙染的稻

攝影／許再文



米，將會引起所謂的「痛痛病」，因此鎘汙染問題廣泛受到世界各國重視，台灣地區因為過去的工業污染，至今仍有許多的高濃度鎘汙染地的殘留。

重金屬污染不但限制植物的發育，更對

族群遺傳結構造成衝擊，過往的研究多數是利用分子標記（多為noncoding spacer或intron）或同功異構酵素偵測污染地區耐性植物族群的遺傳歧異度，許多學者預測，污染地族群因受到強烈天擇，應該擁有較低的



台南縣安順場附近受戴奧辛污染之魚池。 攝影／許再文



遭受鎘污染之水稻農地以及土地進行酸處理與隔離。 攝影／黃朝慶

遺傳歧異度，但是越來越多的研究發現，受污染地區的族群具有高的遺傳多型性組成，主要跟植物的抗重金屬特性為獨立多次獲得、或污染地區的族群是由多次colonization的結果。儘管如此，族群之間確有顯著的遺傳分化。截至目前為止，雖然演化學者瞭解天擇的壓力主要是作用在功能性的基因上，極少的研究探討族群遺傳（污染及未污染地區族群間）在抗重金屬基因的差異以及遺傳分化的程度。眾所周知，重金屬離子扮演強而有力的天擇角色，相對於不受污染地區的植物族群，重度污染地區的族群在抗重金屬的基因上應呈現方向性的天擇（directional selection），彼此的遺傳結構上也應呈現高度分化。

重金屬高聚積植物

雖然遭受重金屬污染的土地會嚴重影響植物的生長與生存，幸而自然界中植物種類相當繁多歧異，受到重金屬污染的土地上並非全然沒有植物生長。早在1865年時，就有學者在德國及比利時發現一種十字花科的植物*Thlaspi caerulescens*，能適應含鋅量相當高的土地。對這種植物進行成分分析時，發現鋅含量占總乾重的17%。到了1948年，有學者在義大利發現另一種可以蓄積大量鎳（約10,000 微克／克乾重）的十字花科植物 *Alyssum bertolonii*。這些可以生長在富含重金屬地區的植物，因具備抵抗重金屬的能力，所以被通稱為「重金屬性植物（metallophytes）」。學者在研究「重金屬性植物」時發現了一個有趣的現象，也就是不同種類的植物，會具備針對特定重金屬的抵抗性及累積性。

能在體內聚積一定濃度以上的重金屬、且沒有明顯毒性症狀產生的植物，可稱為「重金屬高聚積植物」。以鎘而言，植物體內累積的量超過乾重的0.01% 即可稱之，銅、鎳、鈷及鉛必須大於0.1%，而鋅及錳則需超過1%。重金屬高聚積植物主要可區分為三大類群：銅／鈷聚積植物、鉛／鋅／鎘聚積植物及鎳聚積植物。目前已有許多重金屬高聚積植物相繼被發現，其中熱帶地區的重金屬高聚積植物大多屬於大戟科，而溫帶地區則是十字花科。許多十字花科的植物可聚積超過1%的鎳，有些則可聚積超過1%的鉛及3%的鋅，而部分水耕栽培的阿拉伯芥屬植物，地上部的鋅濃度可達32,000微克／克乾重，有些植物的膠乳中，甚至可累積高達11%乾重的鎳。

全世界約有400種已知的重金屬高聚積植物，然而這些植物都具有生長緩慢以及較低生物量（biomass）的特性，例如十字花科中的庭薺（*Alyssum*）、菥蓂（*Thlaspi*）、芥菜（*Brassica juncea*）；堇菜科中的*Viola calaminaria*以及豆科中的紫雲英（*Astragalus racemosus*）等植物。然而在台灣，根據我們野外的調查，僅有少數能忍受或吸附這些重金屬離子的種類，可以在污染地存活或繁衍後代，包括禾本科植物牛筋草（*Eleusine indica*）、白茅（*Imperata cylindrica* var. *Major*）與十字花科植物碎米薺（*Cardamine flexuosa*）等。然而這些物種提供了有用素材，可供科學家找尋抗重金屬相關基因，使我們能進一步利用生物技術將植物轉化成對重金屬高抗性的個體、清除土壤中的重金屬離子。基本上可以有效清除重金屬污染的植物，最好具備下列特徵：生長



生長於鎘污染農地的牛筋草族群 攝影／黃朝慶

快速、根系能深植土壤、容易收割、能夠容忍並累積多樣化重金屬。

金屬硫蛋白、植物螯合蛋白以及其他螯合蛋白

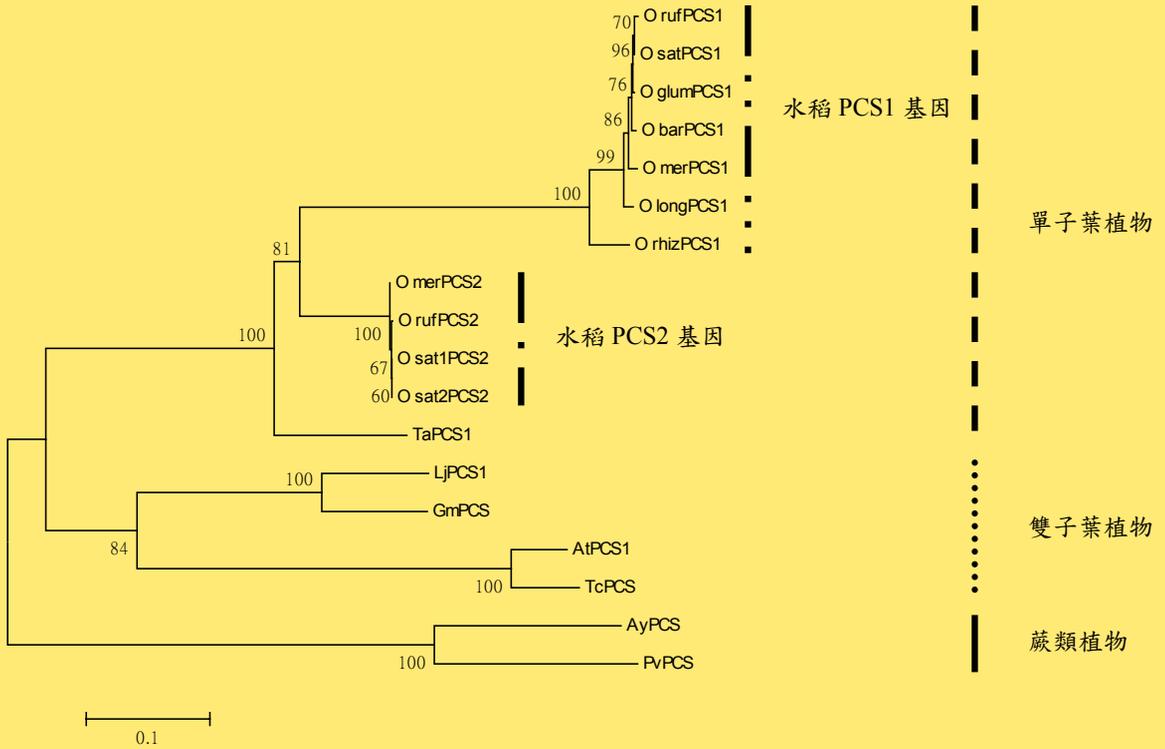
最近的植物生理學研究顯示，在重金屬環境下，植物可以經由一系列動態機制來減

少此外來環境壓力所造成的傷害。這些機制包括重金屬與細胞壁的結合、限制重金屬離子通過細胞膜、重金屬離子或化合物的排出，重金屬離子在植物體內的轉移，以及植物對環境壓力將誘導特定蛋白含量的增高或減少等。這樣的研究根據與植物耐重金屬離子的相關蛋白質可分為三部分，分別是1)

生長於鎘污染農地的植物族群

攝影／黃朝慶





表一 植物螯合蛋白合成酵素之親緣樹狀圖

金屬硫蛋白 (metallothioneins; MT) ; 2) 植物螯合蛋白 (phytochelatins; PC) ; 3) 熱休克蛋白 (heat shock protein) (Memon et al., 2001) 。

金屬硫蛋白 (metallothioneins; MT) 的發現，最早是由哺乳動物身上分離並鑑定出可以與鎘離子相互結合之蛋白，之後許多相關的蛋白亦陸續被發現。由於技術上的限制，學者一直以來都認定，在植物中，金屬硫蛋白是與重金屬結合的最主要蛋白。直到植物螯合蛋白 (phytochelatins; PC) 的結構被瞭解，才發現該蛋白廣泛分布於植物界中，Grill et al. (1987) 並發現植物螯合蛋白與金屬硫蛋白有相似的功能。目前成功大學洪國翔等人已完成水稻屬植物螯合蛋白合成酵素 (PCS) 的親緣關係，初步的結果發

現水稻的植物螯合蛋白合成酵素在功能上已有PCS1及PCS2的分化，在加入其他物種的PCS基因序列分析後，發現單、雙子葉植物各自形成單一支系，且蕨類亦形成另一個單一支系 (表一)。雖然金屬硫蛋白與植物螯合蛋白功能上相似，但在去毒代謝過程中是兩個獨立不同的路徑。

至於熱休克蛋白會在劇烈的溫度變化、強烈的紫外線照射等逆境下作用，協助生物度過惡劣環境，這部分已在林務局的支持下開展高山植物適應機制的研究。

植物修復及其應用

植物修復技術依照機制的不同可以分為六大類群，分別是植物抽取法，植物濾除法，植物固定法，植物揮發法，植物分解法

表二 植物修復技術之種類

類型	機制	作用地區
植物抽取法 (Phytoextraction)	利用植物累積、吸收、濃縮污染物以便植株收成後利用加熱、微生物發酵或化學方法處理，此機制在移除土壤重金屬時最為重要。	土壤
植物濾除法 (Rhizofiltration)	利用植物根將重金屬吸附、濃縮、沈澱。	表面水
植物固定法 (phytostabilization)	將污染物沈澱、吸收於植物體內，以降低污染物之移動性，防止其滲漏至地下水中或揮發於空氣中，進而污染其他地區。	地下水，土壤
植物揮發法 (Phytovolatilization)	植物體將重金屬轉化成可揮發形式，使其進而揮發。	地下水，土壤
植物分解法 (Phytodegradation)	利用植物根表及近根土壤中的微生物進行分解作用。	地下水，土壤
植物轉化法 (Phytotransformation)	將複雜的有機物降解成較簡單的小分子，並使其與植物體組織結合。	表面跟地下水

以及植物轉化法（表二）。美國紐澤西州即成功地利用植物修復技術方法，成功地復育了一處因製造電池而導致鉛污染的土地。透過了解植物在重金屬環境下的生存策略，有助於人類利用生物科技製造出能大量吸收重金屬的植物。基本上，能有效清除重金屬污染的植物，最好具備生長快速、根系能深植土壤、容易收割、能容忍並累積多樣化重金屬等等特徵。然而，目前野外所找到的植物，幾乎難以完全具備上述要求，因此，唯有利用基因工程方法生產這類能夠清除重金屬的植物。但目前植物對重金屬離子的吸收、轉移和抵抗機制仍不完全清楚，且缺少良好的研究材料，使得這項改良土壤技術的

採用受到限制。藉由這樣的研究，將為我們治理土壤重金屬污染提供重要的利器。

比較實際的例子是Zhu et al. (1999) 過度表現在芥菜植物螯合蛋白生成路徑的酵素，使得植物螯合蛋白的生成量增加，結果顯示該轉殖植株比野生植物對Cd, Cr, Cu, Pb 以及Zn都具有較高的抗性。另外dela Fuente et al. (1997) 使檸檬酸合成酵素 (citrate synthase) 過度表現，比野生植物能產生10 倍以上的檸檬酸，並對Al具有4倍以上的抗性。過度表現1-aminocyclopropane-1-carboxylate (ACC) deaminase 也促進植物對許多重金屬離子增加抗性 (Grichko et al., 200)。

轉殖植物進行重金屬吸附之例子

1. 汞 (Hg)

許多產品都使用到汞，像電燈泡、電池、油漆、以及溫度計。汞雖好用、但同時也具有毒性，丟棄時若未經妥善處理，將對環境造成污染。

不同形式的汞以不同方式影響人體。有機汞的危險性比無機汞更高，但無機汞可以轉變為有機形式。像在1950年代，位於日本Minamata海灣旁邊的一個小型工業市鎮水俣市，就因Chisso企業將有機汞傾到入minamata海灣，而造成46人因這次的汞外洩事件而喪生。

汞以及其他汞相關的化合物，對所有生物個體來說是危害極大的。Summers (1986) 則在細菌中找出Mercury resistance genes (Mer)，此基因在汞的去毒過程中負責重要的功能，具備該基因的細菌能將有機與離子狀態的汞化合物轉變成較小毒性的汞分子Hg(O)，而此分子將能快速從污染地自己長出的牛筋草



細胞揮發。陸續有相關研究將該基因Mer轉殖進入阿拉伯芥、菸草與鵝掌楸 (*Liriodendron tulipifera*) 等，也證明這些轉殖植物能生長在汞濃度高的環境下 (Rugh et al., 2000)。更有學者為增加該基因在植物體的表現量，將Mer基因進行修飾、減少序列上GC的含量、並加入植物調控的區域，進而將該修飾過後的基因轉殖入阿拉伯芥以及菸草中，使得對Hg(II)的忍受度增加到50 mm，作者猜測，主要是因為該基因能夠轉換Hg(II)成Hg(O)進而從植物體中揮發。Che et al. (2003) 轉殖Mer基因進入美洲黑楊 (*Populus deltoids*)，發現比野生植物將能忍受2到4倍的Hg(II)的濃度。

2. 硒 (Se)

在生物中作用，硒對生物同時具有必需性和毒性。氧化硒離子和亞氧化硒離子的毒性非常強，甚至具有類似砷的毒性模式。氧化硒更是具劇毒和腐蝕性的氣體。然而，純硒元素和金屬硒化物的毒性相對上不大，而且有些為重要的微量元素之一，但在高劑量下將會對環境產生嚴重影響。

硒和硫具有類似的化學特性，而且藉由相同的路徑進行吸收與同化作用，而這樣的過程主要是藉由ATP sulfurylase的活化，Pilon-Smith et al. (1999) 利用生物技術過度表現ATP sulfurylase (APS) 基因，使該基因活性增加4倍。相較於野生植物，轉殖植物的硒累積量增加三倍、對硒的忍受度同時增加，而且生長速率也有較高的情形。除了APS基

因能增加硒的抗性外，還有其他基因有著相同功能，如細菌中的glutathione reductase以及老鼠中的se-cys lyase基因，當這些轉殖進入植物中，皆會增加植物吸收硒的能力（Eapen and D'Souza, 2005）。

3. 砷 (As)

砷是自然界存在的金屬，因此該者污染地下水及飲用水的問題不能不特別注意。砷可分成無機砷與有機砷兩類，無機砷的毒性比有機砷要強，例如砒霜是無機砷，其毒性就很強。急性砷中毒時，腸胃道的症狀類似霍亂的徵候，即上吐下瀉。長期飲用有少量砷污染的水源，會造成慢性中毒，例如肝臟腎臟病變、血色素過低及如烏腳病等皮膚病變，嚴重時會造成肺癌及皮膚癌。因此地區性的水源不能不注意砷的污染。至於工業砷污染來源，則以半導體及玻璃製造業的廢棄

物為主。將*E. coli*中的 γ -glutamyl cysteine synthetase(γ -ECS)或arsenate reductase(Ars C)基因轉殖進入植物中，顯示該植株對砷金屬具有較高的抗性，並且能比野生植物組織中累積2到3倍的砷含量（Eapen and D'Souza, 2005）。

除了利用天然重金屬高聚積植物進行植生復育外，基因轉殖植物將是未來植生復育工作的明日之星，因此有許多基因轉殖植物陸續被發展出來（表三）。目前世界上大多數工業國家都面臨嚴重的重金屬污染問題，因此開發有效的植物修復技術、清除環境中的過量重金屬，已是刻不容緩的事情。那些能生長在重金屬土壤上的植物看來雖不起眼，但在科學家眼中卻是一個個寶庫，可以從中找出抗重金屬的相關基因，這也意謂著生物多樣性在人類生存上扮演了相當重要的角色，唯有透過生物多樣性的維護，才能確



台灣北部的污染地長出許多雜草

表三 作為植物修復技術或增加重金屬抗性轉殖植物之例子

Gene transferred	Origin	Target plant	Effect
MT2 gene	Human	Tobacco	Cd tolerance
MT-1 gene	Mouse	Tobacco	Cd tolerance
MTA gene	Pea	Arabidopsis	Cu accumulation
CUP-1 gene	Yeast	Cauliflower	Cd accumulation
CUP-1 gene	Yeast	Tobacco	Cu accumulation
γ -glutamyl cysteine synthetase	E. coli	Indian mustard	Cd tolerance
Mer A	Bacteria	Liriodendron Tobacco	Hg accumulation
MerA	Bacteria	Arabidopsis	Hg tolerance
APS1	Arabidopsis	Brassica	Se accumulation
GSH2	E. coli	Brassica	Cd tolerance
GSH1	E. coli	Brassica	Cd tolerance
ZAT1	Arabidopsis	Arabidopsis	Zn tolerance
TaPCS1	Wheat	Nicotiana	Pb accumulation
Glutathione synthetase	Rice	Indian mustard	Cd tolerance
CAX-2	Arabidopsis	Tobacco	Cd, Ca, Mn accumulation
FRE-1, FRE-2	Yeast	Tobacco	More Fe content
Glutathione-s-Transferase	Tobacco	Arabidopsis	Al, Cu, Na tolerance
Arsenate reductase	Bacteria	Indian mustard	As tolerance
YCF1	Yeast	Arabidopsis	Cd, Pb tolerance
Se-cys-Lyase	Mouse	Arabidopsis	Se tolerance
Ferretin	Soybean	Tobacco	Increased iron accumulation
Ferretin	Soybean	Rice	Increased iron accumulation
Znt A-heavy metal transporter	E. coli	Arabidopsis	Cd, Pb resistance

保生物生生不息、地球永續發展。

另一方面，藉由生物科技的快速發展，科學家將能利用基因轉殖的方式，在植物中轉殖重金屬耐受性與聚積性的相關基因，創造出可抵抗且累積多種重金屬的轉殖植物，供植物修復技術使用，以解決目前工業國家中嚴重的重金屬污染問題。當然，在使用這些轉殖植物淨化土壤時，仍需審慎評估基因改造植物對環境造成的衝擊。

延伸閱讀

- Che D, Meagher RB, Heaton ACP, Lima A, Rugh CL, Merkle SA. (2003) Expression of mercuric ion reductase in Eastern cottonwood (*Populus deltoids*) confers mercuric ion reduction and resistance. *Plant Biotechnology Journal* 1:311-319.
- dela Fuente JM, Ramirez-Rodriguez Y, Cabrera-Ponce JL, Herrera Estrella L. (1997) Aluminium tolerance in transgenic plants by alteration of citrate synthesis. *Science* 276:1566 – 1568.
- Eapen S, D'Souza SF. (2005) Prospects of genetic engineering of plants for phytoremediation of toxic metals. *Biotechnology advances* 23: 97-114.
- Grichko VP, Filby B, Glick BR. (2000) Increased ability of transgenic plants expressing the bacterial enzyme ACC deaminase to accumulate Cd, Co, Cu, Ni, Pb and zinc. *Journal of Biotechnology* 81: 45– 53.
- Grill E, Winnacker EL, Zenk MH. (1987) Phytochelatins, a class of heavy-metal-binding from plants, are functionally analogous to metallothioneins. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 84: 439-443.
- Memon AR, Aktoprakligil D, Özdemir A, Vertii A. (2001) Heavy metal accumulation and detoxification mechanisms in plants. *Turkey Journal of Botany* 25: 111-121.
- Pilon-Smits EAH, Hwang S, Mel lytel C, Zhu Y, Tai JC, Bravo RC, Chen Y, Leustek T, Terry N. (1999) Overexpression of ATP sulfurylase in Indian mustard leads to increased selenate uptake, reduction and tolerance. *Plant Physiology* 119: 123-132.
- Rugh CL, Bizily SP, Meagher RB. Phytoremediation of environmental mercury pollution. In: Raskin I, Ensley BD, editors. *Phytoremediation of toxic metals using plants to clean up the environment*. New York7 Wiley; 2000. p. 151– 71.
- Summers AO. (1986) Organization, expression and evolution of genes for mercury resistance. *Annual Review of Microbiology* 40: 607-634.
- Zhu Y, Pilon-Smits EAH, Jouanin L, Terry N. (1999)Overexpression of glutathione synthetase in Brassica juncea enhances cadmium tolerance and accumulation. *Plant Physiology* 119:73-79.



洪國翔

國立成功大學生命科學系博士候選人

大一升大二時進入成大生命科學系蔣鎮宇老師實驗室，當時只是抱持著多學習的心態進入實驗室，對老師的研究領域可以說是完全不清楚。但隨著時間流逝，漸漸瞭解了老師的研究方向以及領域，也就是族群遺傳學以及演化生物學。在老師悉心的指導下，慢慢對該領域產生了興趣，因此留下來繼續攻讀研究所，並更進一步選擇直升成大生命科學系博士班。這段時間內曾獲得國科會補助至美國密蘇里州華盛頓大學短期進修，而且也在國際期刊上發表了幾篇研究報告，目前已經成為生命科學系博士候選人，主要研究領域除了植物族群遺傳學方面外，對重金屬分子演化方面亦有所興趣，因此以水稻屬植物螯合蛋白合成酵素分子演化為博士論文主題，未來主要想往重金屬相關領域發展。



高山植物

哪裡來？怎麼走？

撰文／陳志雄·王震哲

攝影／陳志雄

台

灣島面積約36,000平方公里，其中山區就佔了大半。島嶼寬度雖僅約150公里，卻有將近4,000公尺的海拔高度落差。因為海拔高度的陡升伴隨的就是氣候的改變，也造就全島從熱帶到亞寒帶皆有的豐富氣候帶類型，植群類型也隨著從低地林相變化至高山植群帶，植被類型歧異度高、變化大。在台灣原生的4,000多種維管束植物中，有1/4左右（約1000種）是特有種（endemic），而隨著海拔升高，特有種比例也跟著升高，台灣的高山地區，有超過半數的維管束植物是特有種，這些僅分布於台灣的種類，顯然與台灣的自然演化歷史有不可分割的關係。

台灣高山上的植物開出極美麗的花朵，藍、黃、紅、紫，為青山增添了點點繽紛。這些高山花卉具有非常豔麗的色彩，和園藝植物相比一點也不遜色。這是因為高山上的植物常受到強烈紫外線照射，植物體因而產生了「類胡蘿蔔素」和「花青素」等代謝物

物質來吸收紫外線、保護自己，也使得花朵的顏色特別豔麗。

所謂的高山植物，就是分布於「森林界限」以上區域的植物；這森林界限指的是在自然狀況下，森林分布的最高限。舉例來說，玉山主峰附近就能觀察到典型的森林界限，約在海拔3,500~3,600公尺間，就能看到明顯的森林／灌叢交替界限。合歡山區附近是公路可達的最高海拔區域，民眾常開車到當地體驗高山美景，雖然該地的最高海拔還不到3,500公尺，卻能看到冷杉林和玉山箭竹灌叢所形成的另一種「森林界限」，而且綿延數公里。為什麼會有這種界限存在呢？其實過去此處的冷杉完整分布到山頂，後來因為森林大火，使得較乾燥的山坡發育形成玉山箭竹灌叢，較潮濕處則維持原有的冷杉森林；這種非典型的森林界限，也有人稱之為「次生的森林界限」。

按照上述的高山植物標準，那是相對嚴格的說法了，一些在其他大陸的典型高山植



（上頁圖）黑斑龍膽：全世界相關類群中，這類黃色花的種類，僅生長在台灣。

（右頁圖）阿里山龍膽為特產種類中唯一的多年生種類，也是最常見的高山代表。

（左圖）台東龍膽：台灣的特產龍膽中，與其他特有種親緣關係較遠的特例。



物所代表的科或屬植物類群，一樣在臺灣的高海拔地區出現，甚至還延伸分布到森林界限之下；所以也可以理解有人用比較廣義的觀點來解釋台灣高山植物；以大尺度來觀察，在台灣的高山地區的植物多伴生冷杉、鐵杉林或低矮杜鵑灌叢。但當靠近之後才會發現，其實草本類群才真正是高山植物種類的大宗。

高山植物的代表——龍膽科植物

龍膽科植物就是典型高山植物的代表之一，大多數是一年生的草本，雖然原生種類在臺灣有28種、也並不是臺灣種類最多的類群，但其不平凡之處，在於幾乎全是只分布於臺灣的特有物種，特有率80%以上，為台

灣原生物種之冠，與其它的開花植物相比，實在是異常地高。其實這是有跡可循的，因為龍膽科植物的主要類群是溫帶或高山植物，在台灣除了百金屬植物（只有一種）分布在海邊外，其餘龍膽科植物全都是山區植物、且大半種類是高山植物類群，甚至只局限分布在森林界限之上。

近幾年（2000年）才被發現的奇萊肋柱花（*Lomatogonium chilaiensis*），是龍膽科的特有種，也是這個屬在全世界分布的最南限，只生長在森林界限之上的崩塌碎石坡，是典型的高山植物。雖然是世界分布上很有意思的種類，但可惜只有一個種在台灣高山，不容易探討台灣物種的種化機制，推測應該是溫帶型的子遺物種。

肺形草屬是龍膽科親緣關係研究的姊妹群



龍膽科植物當中，首推龍膽屬（*Gentiana* spp.）植物是典型的高山植物，在臺灣共分布13個分類群（含11種及2變種），主要產於中高海拔山區，除了台灣龍膽（*G. davidii* var. *formosana* (Hayata) T. N. Ho）亦分布於華南一帶之外，其餘12個分類群均為局限分布於臺灣的特有種，而且部分種類分布狹隘、僅限於特定山區，不共域分布；這些特有種，均屬於小龍膽組，這類臺灣特有種最特別的性狀，就是具有黃色的花冠（像是黑斑龍膽與高雄龍膽等），在全世界約160種小龍膽組類群當中，這個特徵只在臺灣發生，而其它地區の種類只有藍色或紫色的花冠，實在奇特。這些特有種的傳統研究已頗具雛型，但因為台灣特產種類的部份性狀，如花萼筒特徵或花的顏色等資料可能為同塑特徵（homoplasy），用來解釋起源問題的難度很高，無法真正呈現演化關係，加上特徵性狀的數量有限，所以必須另找足夠特徵數量的遺傳標記，來探討這些特有種的相互關係。

分子遺傳的訊息或標記，提供了大量的演化訊息，不僅可提供分子系統分類研究，亦可作為演化親緣之依據。我們根據核基因組的ITS（internal transcribed spacer）片段，以及位於葉綠體基因組上的trnL UAA5'至trnF GAA間的兩段非轉譯之DNA序列資料，來重建龍膽的親緣關係；當然了，這些片段的選擇是參考了分子序列取代率，適合解決種間關係的工具。研究的材料除了台灣原生種類之外，作者也到鄰近地區採集，主要包含世界歧異度中心的中國西南與鄰近地區，以及日本的相關物種，總共蒐集了38個龍膽屬植物作為分析材料；ITS區



奇萊肋柱花是台灣最近發現的龍膽科高山植物

段的資料，因其他相關類群也曾被用作親緣關係的探討而發表，可自基因銀行搜尋並加入分析。

臺灣高山植物哪裡來？

這是個非常大的問題，當然並不能夠以偏蓋全，但龍膽屬植物的確是一個具有指標性的物種；經由引子放大與定序的結果，獲得了ITS片段平均約470個序列（其中包括ITS1及ITS2），以及約680個序列的2個葉綠體非轉譯片段資料（包括trnL UAA5'至trnL UAA3' exon之間，以及trnL UAA3' exon至trnF GAA之間），以肺形草屬植物（*Tripterispermum* sp.）當作外群，進行DNA序列的排序與配對（alignments），

總共獲得690個變異位點，以及422個可做為檢約法則分析的位點（parsimony sites）。重建親緣關係分子親緣樹之後，發現不論是核基因組，或是質體基因，都呈現一致的結果，那就是除了分布在東部的台東龍膽之外，其餘11個台灣特有類群被歸為單系群，而且這個類群分支比較晚才發育而成，姊妹群為分布於華南的盧氏龍膽與相關類群；這個大的分支架構令人驚訝，基本上和大陸學者對台灣龍膽屬植物是好幾個起源的看法，差異甚遠。

台灣特有種類的重要分類特徵，在於花冠筒顏色和花萼筒裂片的差異，如果根據上述422個位點的分析資料與樹形圖來看，排除親緣關係較遠的台東龍膽（*Gentiana tenuissima* Hayata，推測它和泛北溫帶分布的種類有較近的親緣關係）之外，花色的特徵與花萼筒裂片的型態，似乎和分子親緣關係沒有很大的關連。這點作者認為是ITS和trnL UAA5' 至trnF GAA這兩段訊息能提供的極限，因為從該分支的遺傳差異（核酸取

代率）來看相對少，實在不夠解析花色和萼筒的歸群關係；必需另找更具足夠解析力的遺傳訊息來解決這個問題，或許加入染色體的資料，更能解釋花色演化與推論。

至少，我們從樹形圖上看到很重要的訊息，綜合地理分布的資料後，有兩個重點需要提出來，第一個就是台灣大部分的龍膽是源自於華南，而非直接由中國西南直接跳到臺灣，也就是說，是有順序的；第二個重點就是，臺灣的種類會呈現不共域分布的情況也可以理解，以ITS DNA來看，序列相對差異很小，是因為在各自高山棲息地隔離演化的結果，雖然非轉譯的遺傳訊息尚無累積足夠的變異，但天擇效應強烈，外部形態已經反映了適應環境的強力改變，分布海拔越高的物種，受到的環境適應壓力越多，隔離機制亦更明顯，這也可以從主要分布於3,000公尺以上高海拔類群在現今的間斷分布看出端倪。既然以龍膽屬植物為例，知道高山草本主要是單一起源，那在臺灣的這些龍膽屬植物，又是沿著怎樣的路徑擴散與種化？這就需要進一步由較廣布的種類，諸如分布在稍低海拔的黃斑龍膽（*Gentiana flavomaculata*）類群著手，研究其族群與地理親緣，才能獲得答案。

臺灣高山植物怎麼走？

從龍膽的分子親緣研究和傳播遷移的事件，可解釋為和最近曾發生的冰河事件有關，雖然目前台灣看來像個孤島，但在最近幾十萬年間曾發生數次冰河事件；在冰河事件使得海平面上升與下降的過程中，台灣和大陸、琉球在陸地上曾相連。而適合在寒冷環境生存的植物，也因為氣溫



黃斑龍膽屬於白色花系龍膽，在台灣產種類也是一大宗，但分布海拔較低。

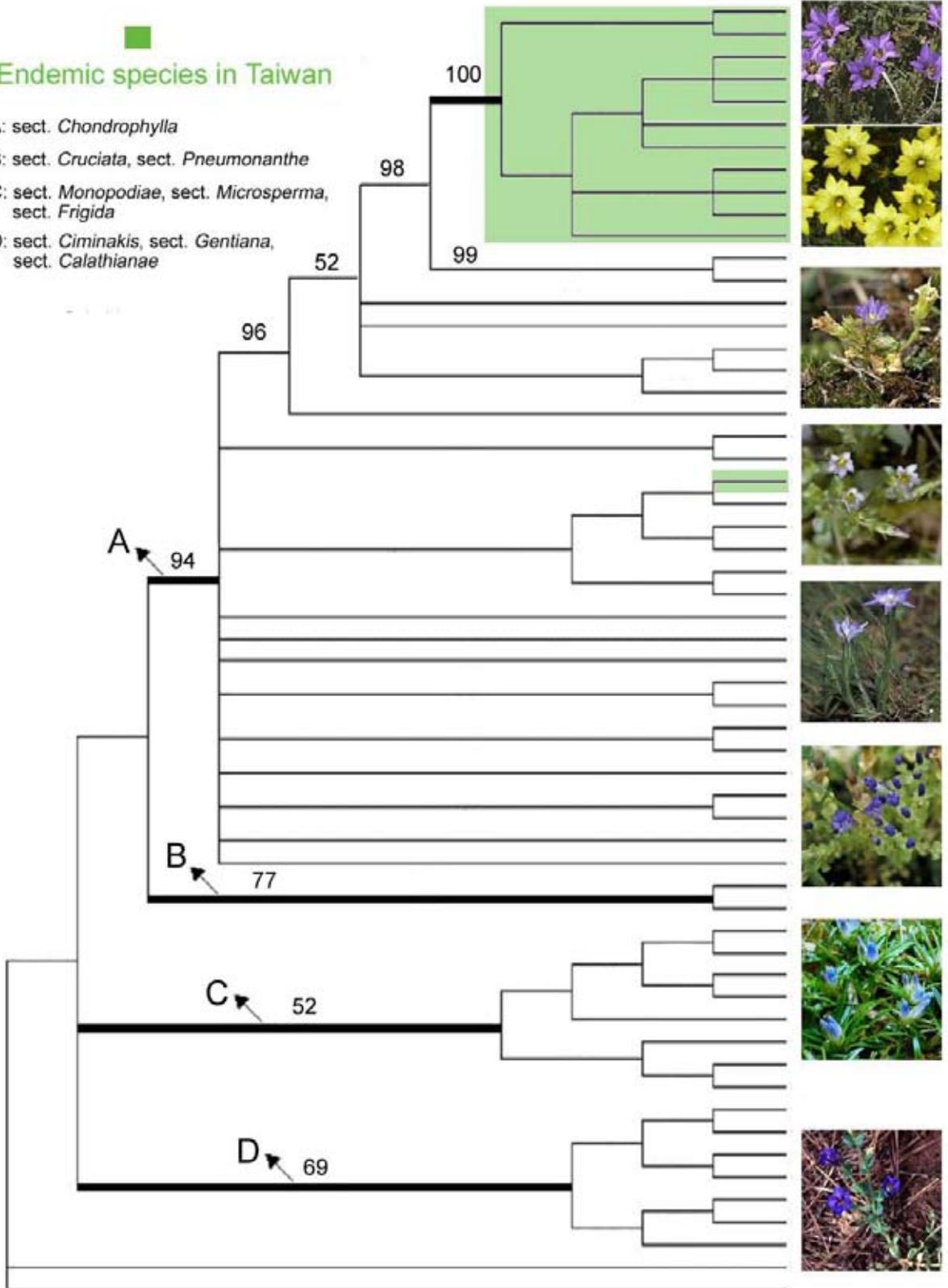
Endemic species in Taiwan

A: sect. *Chondrophylla*

B: sect. *Cruciata*, sect. *Pneumonanthæ*

C: sect. *Monopodiae*, sect. *Microsperma*,
sect. *Frigida*

D: sect. *Ciminakis*, sect. *Gentiana*,
sect. *Calathianae*





龍膽屬植物的種子數量不多，亦無遠距離傳播機制。

降低而向下擴散到低海拔地區、甚至經由陸地的連接進行了遠距離的傳播。等到非冰河期的現在（稱為間冰期），又因為大地氣溫升高、海平面上升，使得這些適合在低溫環境生長的植物被限制在台灣，並被趕到高山地區演化繁衍，形成了如今部分的台灣高山植物。

台灣高海拔山區植被屬於南北走向的狹長形分布，中海拔山區的植被則緊鄰環繞高海拔山區植被，亦為南北狹長形分布，容易因為棲地局部的破壞而切斷其完整性，造成棲地零碎化（habitat fragmentation）的現象。目前約有近一成比例的維管束植物被列為稀有或瀕危，不論這些物種的潛在生存危機是否因為人類活動所造成，至少說明台灣

的某些原生植物，有一定程度的滅絕危機存在，而高山植物更是令人擔憂。

從臺灣島的尺度來看，高山特有的龍膽屬植物，也可說是經由氣溫升高的過程被限制隔離在少數幾個山頭，有的在雪山山脈（如伊澤山龍膽），有的在玉山山脈頂峰附近（高山龍膽），有的則只在中央山脈南段的百岳上（高雄龍膽）；其實這些一年生的種類，如果大地氣溫升高，大概也沒有更高的棲息地可以適合生存。在沒有其它緩衝環境的條件下，其實可以預見族群數量受限，加上高山生育地大多屬於變動型的崩塌地形，小族群容易因環境意外而消失滅絕，生長在臺灣的高山植物，面臨的環境威脅可真不小。



延伸閱讀

陳志雄 1998 呂勝由、邱文良編 臺灣稀有及
頻危植物之分級（彩色圖鑑 III），71
頁至80頁。行政院農業委員會印行。

陳志雄 2001 龍膽屬內小龍膽組的親緣關係
研究。台灣師範大學生物研究所博士
論文。

Chen, C. H. and J. C. Wang. 1999. Revision of
the genus *Gentiana* L. (Gentianaceae) in
Taiwan. Bot. Bull. Acad. Sin. 40: 9-38.

Chen, C. H. and J. C. Wang. 2000. *Lomatogo-
nium chilaiensis* (Gentianaceae), a newly
recorded genus and new species in Tai-
wan. Bot. Bull. Acad. Sin. 41: 323-326.

Chen, C. H., J. C. Wang, and Y. C. Chang.



高山上的植物常受到強烈的紫外線照射，植物體因而
產生了「類胡蘿蔔素」和「花青素」等代謝物物質來
吸收紫外線、保護自己，也使得花朵的顏色特別豔
麗。圖為黑班龍膽（上）及玉山山蘿蔔（下）。

2006. *Tripterospermum lilungshanensis*
(Gentianaceae), a new species in Taiwan.
Botanical Studies 47: 199-205.



陳志雄

國立自然科學博物館植物學組助理研究員

國立台灣師範大學生物研究所博士。大學畢業後原本打算學習潛水、更進一步了解海洋生物，卻在機緣巧合下進入中研院植物所擔任研究助理，接觸到台灣的高山與高山植物，驚豔於高山植物之美與多樣，自此一頭栽入，雖無法智者樂水，倒也仁者樂山。台灣高山險峻，花草樹木豐富絕美，是探索不完的寶藏。目前的研究仍以台灣高海拔地區的植物為主，包括系統分類研究以及親緣關係的探討。由於台灣地理位置獨特，為了解台灣高山植物的親緣關係，觸角也包含鄰近地區如日本、華南與西南地區的相關溫帶類型植物。

除此以外，在自然科學博物館亦負責種子庫的蒐集管理、維管束植物標本之採集、鑑定及交換，並參與台灣植物數位典藏計畫。期望能以最先進的資料保存形式，拉近民眾與科學研究之間的距離。



胎苗漂啊漂 基因流啊流

撰文／廖培鈞·黃生

攝影／廖培鈞

1993

年的電影《侏羅紀公園》裡的一句名言：“Life will find a way”（生命自會找到出路）替生命的延續下了一個很好的註解。因為空間、食物、飲水等維持生命的資源受到限制，或者只是無來由的一時興起，而離開出生地到外界闖蕩江湖，成了「生命找到出路」的一個重要的緣由。

植物雖然不像動物一樣會動，但也可以藉由花粉或種子的散播，達到與動物遷徙相同的目的。藉由授粉的過程，花粉將二分之一的親代基因傳遞下去，以基因傳播的方式達到遷移的目的；而種子傳遞基因的方式就更直接了，種子同時攜帶著父母親各半的基因，在哪兒萌發就把基因帶到了哪兒。無論是建立新族群、或是融入另一個不一樣的族群，這顆種子都已經將基因有效地傳遞了出去。如此一來，藉由花粉及種子的遷移、散播，基因得以到外界闖蕩江湖，這就叫做基因交流（gene flow）。

左，河口的紅樹林（攝於馬來西亞巴生港）；
右，生長在海岸，漲潮時被海水淹沒的紅樹林
（攝於馬來西亞BAKO國家公園）

因為葉綠體DNA是母系遺傳的特性，所以花粉的散播（只攜帶父系的遺傳物質）不會表現在葉綠體DNA上。因此，葉綠體DNA成為追蹤紅樹林胎生苗傳播的一個有效標幟物。又由於葉綠體DNA是單系的遺傳物質，不像核DNA一樣會有重組（recombination）的問題，因此常常被用做研究族群遺傳學或親緣地理學的工具。藉由研究各族群的葉綠體DNA基因型分布的頻率，便可推測族群之間的分化程度，以及推算種子散播所貢獻的基因交流的方向。

紅樹林的基因交流

紅樹林植物是一類很特殊的植物，生活在淡、鹹水交會的河口。根據Tomlinson在1986年的統計，全世界的「真紅樹」約有5科9屬34種，所謂「真紅樹」，必須有胎生現象、特殊的呼吸根，並且能夠適應淡、鹹水交會的環境。至於到底有多少種類，則因為分類學家的觀點不同，而或多或少有所差異。真紅樹的花朵在授粉過後，胚胎直接在母株上發育，接受來自母親的養分，就和胎生現象一樣，稱為胎生苗。當胎生苗成熟之



BOX 1 紅樹林植物的地理分布

紅樹林植物主要分布在熱帶及亞熱帶的海岸，台灣的紅樹林已經接近分布範圍的北界，現在僅存四種，分別是紅樹科的水筆仔 (*Kandelia obovata*) 和五梨跤 (*Rhizophora stylosa*)、海欖科的海茄苳 (*Avicennia marina*)，以及使君子科的欖李 (*Lumnitzera racemosa*)。另外因為高雄港的擴建，使得細蕊紅樹 (*Ceriops tagal*) 及紅茄苳 (*Bruguiera gymnorrhiza*) 在台灣的版圖上消失。只是，在台灣這兩個物種的消失並不令人意外，除了人為的因素外 (高雄港的擴建)，台灣的冬天太冷，也是使這些物種無法藉由胎生苗散播建立新族群的主要原因。



紅樹林的分布



消失的紅樹林植物——細蕊紅樹
(左：植株；右上：胎生苗；右下：花)

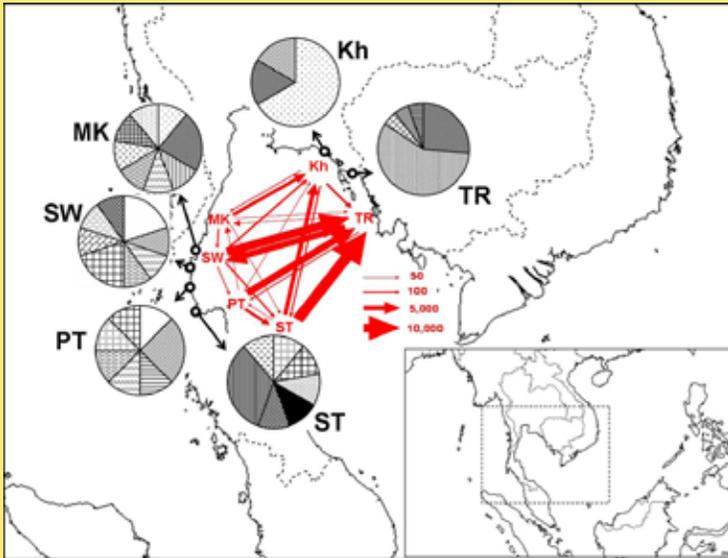


消失的紅樹林植物——紅茄苳
(左：植株；右上：胎生苗；右下：花)

BOX 2 紅樹林植物的地理分布

計算基因的交流，通常是利用Sewall Wright在1969年提出來的公式： $F_{ST} = 1/(4Nm+1)$ 來估計，其中 F_{ST} 是族群分化指數，可以由族群的基因頻率分布估算出來， N 是族群大小， m 是每一代的遷移率，所以 Nm 就代表每個族群中遷移到其他地方的個體數，稱之為基因交流值。但這個指數無法估計遷移的方向，因此便可另外用 $M = m_i/\mu$ 來計算， m_i 是遷入率， μ 是突變率，故 M 代表著遷移的事件帶給該族群的遺傳變異的比例，而此指數便具有方向性了。

以暹羅灣的細蕊紅樹為例，若將暹羅灣當成一個大池塘，胎生苗便可在於此池塘內漂來漂去，但這些胎生苗中，有些可能還來不及遇到陸地就死亡了；有些到了不合適的環境，勉強生了根發了芽，卻來不及長大便夭折了；僅有少數能夠找到合適的棲地活下去，並且成功的繁衍出下一代。這些少數成功活下去的個體，對基因交流才有貢獻。藉由葉綠體DNA的追蹤，我們得知TR族群與SW族群之間有「有效且順暢」的基因交流。此外根據 M 的估算，TR的遺傳變異多由SW、PT、ST及Kh等族群貢獻，意即TR族群成功的接受來自許多不同族群的胎生苗，而這些外來的胎生苗對TR族群貢獻了不少的遺傳變異，因此TR族群可視為匯集族群（sink population）。



暹羅灣像個大池塘，細蕊紅樹的胎生苗在這個池塘裡漂來漂去，也順暢地將基因送到了其他族群。圓餅圖表示各族群的基因型頻率，箭頭表示基因交流的方向及大小。

後，便脫離母體，有些筆直地插在河口的泥地上，生根、發芽，維持當地的族群；有些則隨著潮水漂呀漂，順著洋流或沿岸流漂到合適的地方，建立新族群。由此可知，紅樹林植物的散播與海流有著密不可分的關係。

地理隔離—海洋

阻撓紅樹林基因交流的障礙也很多，主

要是長距離的海洋隔離以及陸地的阻隔。海洋會造成基因交流的隔離，主要是因為種子（胎生苗）長時間浸泡在海水中會導致生理上的損傷、甚至死亡。其實早在西元1859年，達爾文就在《物種原始》中提到海水對種子的損害作用：根據他自己所做的實驗，87種種子中，浸泡海水四週後還能發芽的有64種，但浸泡過137天後只有少數還能發

BOX 3

白水筆仔 (*Kandelia candel*) 被發現以來，一直被認為這個屬只有一個種，經過粒線體DNA及葉綠體DNA的研究、分析，發現因為洋流的流動，分布在東海及南中國海北部沿岸（琉球、台灣、大陸東南沿海等地）的水筆仔族群的基因同質化；這樣的情形也同時在南中國海南部沿海（泰國、婆羅洲）的族群中被發現。但是東海和南中國海北部的的水筆仔與南中國海南部的的水筆仔之間，卻有很明顯的遺傳分化，這樣的結果很可能是因為不同的獨立洋流系統，使得南、北的水筆仔無法進行基因交流。直至2003年許秋容博士等人根據這些遺傳資訊，以及染色體數目、生理適應能力、葉的解剖構造以及地理分布，才發現南、北的水筆仔分屬於不同的種類。根據命名法規，南中國海以南、以西的水筆仔延用舊有的學名 (*Kandelia candel*)，南中國海以北的水筆仔則重新命名為 *Kandelia obovata* Sheue, Liu & Yong。

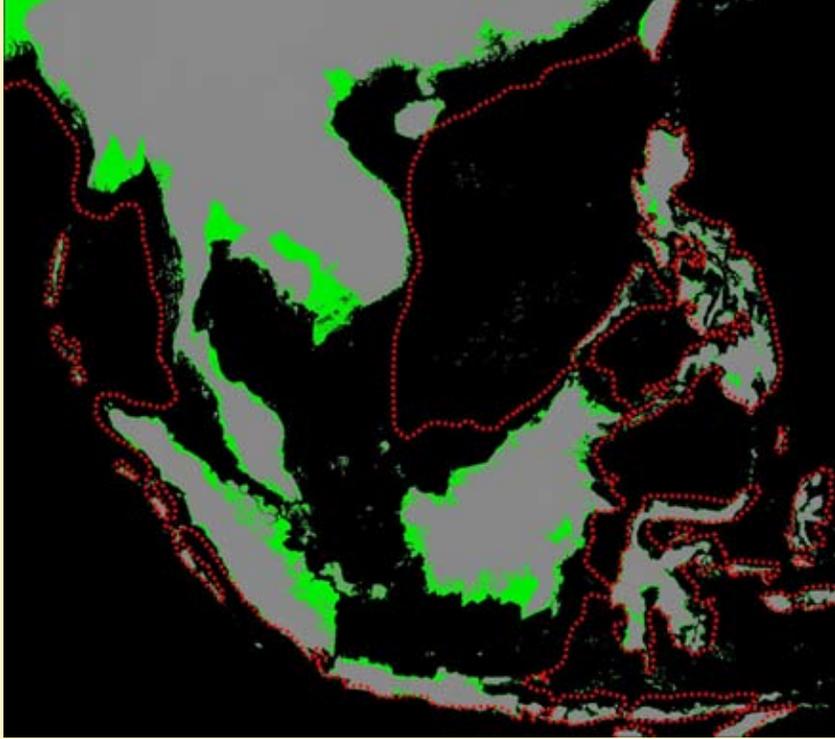
	<i>Kandelia obovata</i> (北部種)	<i>Kandelia candel</i> (南部種)
葉	倒卵形至倒卵狀橢圓形，少數呈倒卵狀長圓形，長6-12公分，寬2.5-5公分	橢圓狀長圓形至長圓狀披針形，長6-16公分，寬3-6公分
側脈	多為5至8對	多為8至11（或13）對
下胚軸	長15-20（或23）公分，最寬處0.9-1.4厘米：先端漸尖	長20-40公分，最寬處為0.7-0.9公分：先端鈍
萼片	白色，長1.5-1.9公分，寬2.5-3.0公釐	淺綠色，長1.4-1.6公分，寬1.9-2.1公釐
樹高	約3公尺	約7公尺
染色體數目	2n = 36	2n = 38



兩種水筆仔的分布界線。



兩種水筆仔的外部形態比較
左為 *Kandelia obovata*
右為 *Kandelia candel*



東南亞的海岸線，綠色部分是現在的陸地，灰色是海平面上升20公尺時的陸地，紅色虛線代表海面以下120公尺深的等高線，紅色虛線所圍起來的部分便是海平面下降時露出水面的巽他大陸。

芽；他又做了另一個實驗，將94種成熟的果實乾燥後，其中只有18個能漂浮超過四週；另一位科學家馬頓（M. Martens）選擇了一些海邊的植物，取下種子（不乾燥）放在盒子上使它們漂浮在海上，使這些種子有時候暴露在空氣中，有時候被海水浸溼，比較符合自然的情況，在98種種子中，只有18種在漂浮了六週後還能發芽。當然了，這些十九世紀的實驗似乎不是很嚴謹，但也呈現出漂洋過海尋覓新大陸的困難。那麼靠著海水散播的紅樹林植物又是怎麼一回事呢？

到了廿世紀末及廿一世紀初，生物學的實驗更嚴謹了。克拉克（P. J. Clark）與他的同事們針對14種紅樹林植物做了類似的研究。在他們的實驗中，有5種無法在淡水浮起來，其中4種也無法在海水中漂浮（紅茄苳 *Bruguiera gymnorhiza* 可在海中漂浮，在淡水中會沉入水底）；此外，這14種紅樹林植物在4~23天就發根發芽了，發芽後的胎生苗更無法忍耐海水長時間的浸泡，有四分之一的物種在海水浸泡下，會出現新芽萎縮

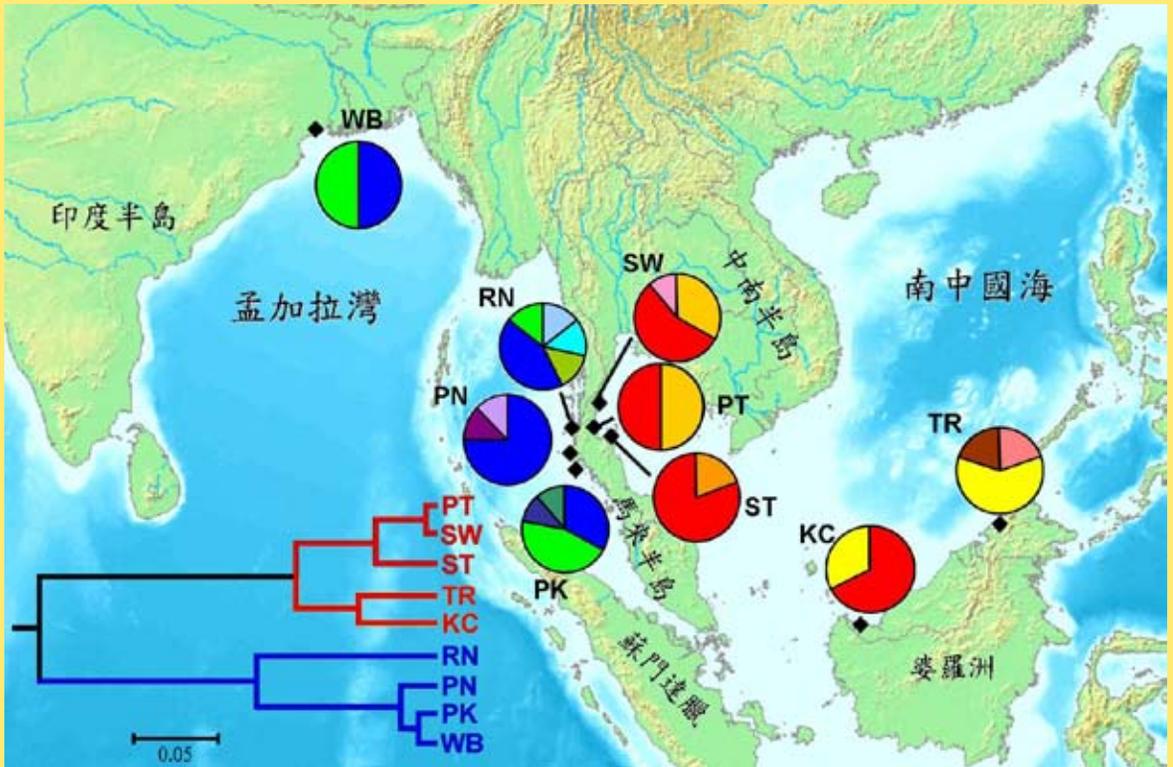
的現象。K. A. McGuinness則針對澳洲的細蕊紅樹（*Ceriops tagal*）做研究，發現91%的胎生苗遷移的距離小於3公尺，甚至有76%的胎生苗只在母株旁1公尺內。此外，在成熟掉落100天後，高達60%~80%的胎生苗會因為蟲害、螃蟹啃食等原因而死亡，成功萌芽長大的比例只有0.7%。因此我們知道，紅樹林植物要藉由洋流進行長距離的散布，困難度是很高的。

地理隔離—陸地

另一個障礙是陸地。陸地的阻隔和地理的歷史事件有關：冰河期的時候，海平面下降，原本是淺海的地方有機會露出海平面成為陸地，阻隔海水；在間冰期的時候，海面再度上升，淹沒地勢較低的地方，有些海洋便有機會再度交流。近五十萬年來，海平面起起伏伏，最低的時候，海平面大約在現今海面以下140公尺處，這時候的台灣與大陸相連、馬來半島也與婆羅洲合併在一起，整個東南亞的淺海都露出了海面，形成一塊

BOX 4 地理隔離—馬來半島

除了長距離的海洋之外，突出海面的陸地、半島，對胎生苗的流傳也會形成阻礙，而有所影響。馬來半島自中南半島南端伸出，由泰國及馬來西亞（西馬）組成，最南端是島國新加坡，西邊隔著麻六甲海峽與印尼的蘇門達臘島相鄰。根據葉綠體DNA的研究，細蕊紅樹（*Ceriops tagal*）在馬來半島東西兩岸擁有截然不同的基因型，而根據基因型的分布頻率計算族群的遺傳距離，發現地理距離較遠的婆羅洲與馬來半島東岸的細蕊紅樹有較近的遺傳距離，而僅隔著數十至百餘公里寬的馬來半島東西兩岸的族群則有較遠的遺傳距離。這個結果顯示馬來半島對細蕊紅樹的胎生苗傳播形成很明顯的阻礙，使兩岸的基因無法交流，導致南中國海及孟加拉灣的細蕊紅樹造成遺傳上的分化。



大陸，稱之為巽他大陸（Sundaland），這塊大陸將北太平洋與印度洋完全隔開了。而當海面最高的時候，約位於現在海拔20公尺處，若目前的海平面再上升20公尺，那麼東南亞大多數人口密集的海岸都會在海面下，包括台灣的嘉南平原、泰國曼谷等地，巽他大陸也消失至剩下窄窄的馬來半島；但若海平面繼續上升50公尺以上，馬來半島將會出

現漏洞，南中國海及安達曼灣的紅樹林胎生苗將有機會藉由海水互相交流，不過根據已知的地質紀錄，這種情形還不曾發生過。

人類促成紅樹林的基因交流

影響紅樹林的基因交流的因素不只限於自然因素，人類的活動也是很重要的因子。

以往紅樹林被不肖商人大量砍伐，圍土



牆、築魚塢，開始養蝦養蟹養魚，紅樹林的面積漸漸地減少，泰國的紅樹林面積自1960年以來已經減少了一半、菲律賓的紅樹林面積自1920年的448,000公頃至1990年只剩下110,000公頃，全世界的紅樹林估計有50%被砍伐，興建成魚塢。

但近年來人類對大自然的保育觀念漸漸提昇，開始保護紅樹林生態系，在棲地的維護之外，開始設法拯救早期被大量砍伐的紅

遭受破壞的紅樹林

左：大面積砍伐的紅樹林（馬來西亞Kg Nelayan）；
右上：魚塢取代了紅樹林（印尼）；
右下：大批的紅樹林遭到砍伐（馬來西亞Kg Telaga Air）

樹林植物。於是便如火如荼地種植、栽培各種不同的紅樹林植物，將生根發芽的幼苗以大貨車一車一車運送到各個河口，大量種植，以「復育」紅樹林。不經幾年，小苗長成大樹，產生新的胎苗，成熟落地又隨著沿岸流漂到附近的野生族群，加快了基因交

流的速度，這樣的「復育」計劃，使得紅樹林的基因不需靠海水的力量就可長距離散播，哪兒的道路愈發達，基因交流就愈順暢。但是這樣人為的基因交流不見得是件好事。外來的基因太多，表面上看起來是增加了該族群的基因多樣性，但外來基因很有可能會稀釋



人為的復育造成了紅樹林的基因混雜。左上：人工栽種的紅樹林小苗；右上及左下：貨車運送紅樹林小苗至各地河口、海岸栽種；右下：人工栽種的紅樹林排列整齊且樹徑一致。

掉當地故有的基因、甚至失去它，若這個故有基因是很特別的，那麼損失就大了！因不經周延考慮的人為隨意栽植，而導致基因的混亂，我們稱之為基因混雜（gene mixing）。基因混雜的結果反而可能使整個物種的遺傳多樣性降低，這樣的基因交流並沒有益處。因此在復育紅樹林時，大量栽植紅樹林植物可能是不對的，而是應該好好維護它們生長的环境，盡量避免棲地遭受破壞，紅樹林就能自然更新，恢復原來的面貌。就如同那句名言“Life will find a way”一樣，紅樹林自然會找到一條屬於它自己的路。



在沒有人為干擾的環境下，紅樹林的小苗就可以自然的更新。

延伸閱讀

葉篤莊、周建人、方宗熙(譯) 1998 《物種起源》第十二章：地理分布。台灣商務印書館。(原著：Darwin, Charles. 1859. The Origin of Species-the Origin of Species by Means of Natural Selection or the Preservation of Favoured Races in the Struggle for Life.)

Chiang TY, Chiang YC, Chen YJ, Chou CH, Havanond S, Hong TN, Huang S (2001) Phylogeography of *Kandelia candel* in East Asiatic mangroves based on nucleotide variation of chloroplast and mitochondrial DNAs. *Molecular Ecology* 10:2697-2710

Liao P-C, Havanond S, Huang S (in press)

Phylogeography of *Ceriops tagal* (Rhizophoraceae) in Southeast Asia: the land barrier of the Malay Peninsula has caused population differentiation between the Indian Ocean and South China Sea. *Conservation Genetics*

Clark PJ, Kerrigan RA, Westphal CJ (2001) Dispersal potential and early growth in 14 tropical mangroves: do early life history traits correlate with patterns of adult distribution? *Journal of Ecology* 89: 648-659

McGuinness KA (1997) Dispersal, establishment and survival of *Ceriops tagal* propagules in a north Australian mangrove forest. *Oecologia* 109: 80-87

Sheue C-R, Liu H-Y, Young JWH (2003) *Kandelia obovata* (Rhizophoraceae), a new mangrove species from Eastern Asia. *Taxon* 52: 287-294.



黃生

國立台灣師範大學生命科學系

黃教授曾擔任生命科學系系主任，也曾兼任師大教務長、師大代理校長。

他是這本文集的主編，也是「台灣野生生物基因多樣性」研究團隊的召集人。他曾戲稱，凡經他碰觸過的事務，大多會落入「暮色蒼茫」的場景中。例如八〇年代時，他曾採用類黃素成分研究化學分類，之後這領域就黯淡了；九〇年代他改用同功酶探討族群結構，而同功酶方法也很快由更好的方法所取代，他又得從頭學起，他又怕等新技術學會了，是不是又見黃昏。

他的研究主題是紅樹林的基因遺傳，雖然他也接觸了台灣的紅樹林，但他希望，哪怕是千帆落盡，台灣的紅樹林也不要沒入黃昏。他更希望編完這本「基因生萬物」之後，基因多樣性的保育工作也不會轉進「落日金黃」的譜帶裡去。

廖培鈞

國立台灣師範大學生命科學系博士班

大學畢業後決心深入學術領域探究未知和未來。因研究紅樹林而有機會四海為家，跑遍了南中國海週邊有紅樹林生長的每一個窮鄉僻壤，抽絲剝繭，終於理出了茫無頭緒、逐浪漂移的紅樹林基因流傳。

不同於指導教授——黃生老師的地方是：凡經廖培鈞研究過的題材，都將有更美好的將來，紅樹林的研究明天必然大好。



國家圖書館出版品預行編目資料

基因生萬物：臺灣野生生物基因多樣性保育專文彙編
／于宏燦等撰文；黃生主編。—初版。—臺北市：
農委會林務局，民95 面；公分

ISBN-978-986-00-7184-9 (平裝)

1. 基因 - 論文, 講詞等 2. 生物多樣性 - 論文, 講
詞等 3. 自然保育 - 論文, 講詞等

363.01907

95021908

基因生萬物

台灣野生生物基因多樣性保育專文彙編

發行人 /顏仁德

策劃 /李健全·方國運·劉瓊蓮·徐龍秀·許曉華

主編 /黃生

撰文 /于宏燦·王佳琪·王震哲·王穎·江友中·吳立偉·吳怡欣
呂光洋·李玲玲·李壽先·周文豪·周昌弘·林思民·林華慶
林曜松·姚正得·姚秋如·洪國翔·徐培峰·袁孝維·馬國欽
許再文·陳志雄·陳美惠·陳添喜·黃生·楊平世·楊愷樂
廖培鈞·蔣鎮宇·賴俊祥

John F. Gaskin, Jason P. Londo, Kenneth M. Olsen, Barbara A. Schaal
(按姓氏筆畫排列)

文字編輯 /鍾慧元

美術編輯 /財團法人台北市私立勝利身心障礙潛能發展中心

發行單位 /行政院農業委員會林務局

地址 /台北市杭州南路一段2號

網址 /www.forest.gov.tw

電話 /02-23515441

執行單位 /國立台灣師範大學生命科學系

地址 /台北市汀州路四段88號

電話 /02-29333149

印刷 /承峰美術印刷股份有限公司

定價 /新台幣300元整

出版日期 中華民國95年11月 初版

販售處 國家書坊台視總店：台北市八德路三段10號 (02) 25781515#643
五南文化廣場：台中市中山路6號 (04) 22260330

GPN /1009503139

ISBN /ISBN-13:978-986-00-7184-9 (平裝)

ISBN-10:986-00-7184-5 (平裝)

