

15

中央研究院生物多樣性研究中心  
成立15週年獻禮

# 漫步 生態秘徑

探索生物多樣性的奧妙

邱志郁 主編

黃仁磐  
葉欣宜

執行編輯



# Preface

---

因應全球面臨經濟過度開發，生態棲地破壞，生物多樣性降低的問題，本院生物多樣性研究中心（以下簡稱多樣中心）於2004年1月1日正式核准成立。成立初期由原先的動物學研究所（現已更名為「細胞與個體生物學研究所」）族群生態學組，以及植物研究所（現已更名為「植物暨微生物學研究所」）分類生態學組研究人員合併組成17個研究室。15年來，原先的研究室主持人在陸續屆齡退休後，目前僅餘8位，另先後招聘10多位研究室主持人，現有20個多樣領域的研究室。研究範圍涵蓋了四大學門：(1)海洋多樣性與生態系、(2)陸域多樣性與生態系、(3)遺傳多樣性及演化基因體、(4)微生物多樣性研究。為培育研究新血，已於2010年成立國際研究生學程，今年4月新增2間研究海洋生態和魚類類分類的實驗室。

多樣中心的學術研究成果卓越，在國內具有領導性的指標，也受國際學界好評及肯定。多樣中心不僅專精於學術研究領域，也在每年10月院區開放期間展示研究成果及蒐藏，推廣生物多樣性科普，教育社會大眾保育生物多樣性的重要。歷年來，參觀多樣中心的人數，是本院數一數二的，為深受民眾歡迎的研究單位之一。

今年，同仁們在趙淑妙主任的提議下，協力合撰生物多樣性科普書籍《漫步生態秘徑—探索生物多樣性的奧妙》一書，作為慶祝多樣中心成立15週年。每章作者以淺顯、趣味、及活潑的

## 副院長序

文筆，闡述多樣中心各團隊的研究成果，分享於國人。本書的內容，不僅是建立於同仁平日的研究成果，更是同仁們孜孜矻矻的心血結晶，我深受感動。多樣中心同仁經常受邀撰寫科普專欄和為社會大眾演講，引導大眾重視或釋疑生態環保的議題。這都是同仁們身體力行、關懷、衷情生態保育的具體展現。誠如趙主任所言，是榮譽和使命感支持了同仁們無怨無悔、竭盡心力的奉獻所能。

這本書是回饋臺灣社會的一大獻禮，我滿懷欣喜予以道賀。也在此恭賀多樣中心15年來豐碩的成果。展望未來，期勉同仁勤奮攜手達成世界頂尖的研究，同時繼續推廣生物多樣性研究的科普、培育英才。

劉扶東

# Preface

---

本中心同仁平日兢兢業業、專注於基礎研究工作，在生物多樣性相關的各個領域研究皆有傑出表現。同仁一向關懷臺灣的生態保育，更體認科普推廣為生態保育的重要環節，遂有善盡社會責任的共識。共同決議針對各自的專長，撰寫研究相關的議題，預訂於本中心將成立十五週年（2020）時，出版一本適合社會大眾閱讀的生態科普書籍。

科普文章難為之處，在於學術研究涉及許多專業，學理艱深枯燥，若未能予以簡化，過多的專門術語和艱澀的內容，易使一般人望而卻步。尤其是科學研究者多半缺乏為一般民眾撰寫科普文章的經驗，難以兼顧科學和趣味。值得慶幸地，本中心資深同仁邱志郁研究員是業餘的寫作高手，過去十餘年來曾先後為幾個雜誌撰寫科普散文專欄，深獲好評。同仁們一致決議委請他擔任本書的編輯，力求科學論述的正確合理，並兼顧文字的通俗達意。

2019年春，當我提議如何以有意義的方式慶祝本中心成立15週年，同仁們都非常贊同推廣科普知識。感謝同仁們能夠發揮創意和巧思，熱心撰稿，將原本艱澀的科學研究成果予以簡化，讓我極為感動與欣慰。鑑於多項主題是與民眾生活息息相關的本土題材，相信將能引起共鳴，激發國人認識臺灣生物多樣性的重要性，並對國際性的研究方向和進展有進一步的了解，與保持對生態保育的熱忱。

# 主任序

---

在此，我要感謝17位本中心四大領域的同仁和其團隊的共同努力，本書才能按計畫完成。我也特別感謝邱老師願擔當重任，不厭其煩地修訂、潤稿。科學家的特點多是固執、嚴謹而近乎吹毛求疵（正因如此才足以成就頂尖與不凡的理論或發現），所以訂正文稿和文章標題的過程中，或許會得罪原稿作者，但科學家同時也是理性的，同仁們與其團隊成員作者都能在再三辯論與反思後和解，最終誕生本書。感謝廖俊智院長和劉扶東副院長的鼓勵。本書印行的經費由中央研究院生物多樣性的2019和2020的研究經費所支持，同仁們慨允賜稿，謹此一併致謝。

趙淑妍

# Preface

---

臺灣地處熱帶和亞熱帶，雨量充沛，又多崇山峻嶺，構成多樣的氣候條件，加上環繞臺灣全島的海洋環境，孕育出多樣而豐富的生態和物種。然而，近兩個世紀以來，全球環境面臨人為過度開發、自然棲地破壞、資源過度利用，導致生態系劣化及物種多樣性下降，許多物種瀕臨滅絕的危機。尤其是溫室效應所引發的氣候變遷，使得生物多樣性下降的問題顯得格外嚴峻。

生態保育必須建構於科學的基礎研究。本中心同仁體認從事生態學研究，不但必須追求創新發現，也義不容辭肩負普及推廣科學的任務。遂於學術研究之餘，集思廣益，分別針對專精的研究題材，以淺顯易懂的文字撰寫科普文章。期能有助於社會大眾一窺生物界的多樣性奧秘，並提升生態議題的認知和熱情，共同關懷、保護我們的生態環境。也期望能匯集具體的研究成果，提供政府相關部門的參考，制訂適切的生態保育政策。

# 編者序

---

本書內容涵蓋海陸域生態、微生物遺傳多樣性、演化基因體等領域。除了論述生物物種在生態系的功能與角色，也納入物種棲地保育、外來種入侵、生物地理親緣演化、微生物資源開發等議題，題材豐富多元。

鑑於每位作者的寫作風格和訴求，常各自有所堅持。本書未硬性規定文章的格式和文體。在編輯過程中，各篇文章的陳述皆已和作者充分討論並加以潤飾，務求精確嚴謹、通俗雅致。唯各篇文章的標題，特地冠上一則副標題藉以引領主旨，盼能有助於讀者掌握文章的脈絡和精髓。感謝大多數作者都能體諒和支持上述的理念，遂得以順利付梓。

邱志郁

# Contents

副院長序	ii
主任序	iv
編者序	vi
<b>01 多多益善？</b>	1
正視生物多樣性的重要價值	
<b>02 正本溯源</b>	9
生物親緣演化樹的脈理和論戰	
<b>03 是蝠不是禍</b>	27
肺炎疫情中被過度連結的蝙蝠與病毒	
<b>04 珊瑚殺手</b>	45
星野海綿和它隨從細菌的「幫派」結構	
<b>05 世襲和招募</b>	57
棲息於珊瑚蟲幼生的微生物運作體系	
<b>06 腹裡乾坤</b>	69
腸道菌對宿主的潛在影響	

# 目次

- |           |                    |     |
|-----------|--------------------|-----|
| <b>07</b> | <b>讓春天不再寂靜</b>     | 79  |
|           | 細菌是解決環境荷爾蒙的一線生機？   |     |
| <b>08</b> | <b>深藏不露</b>        | 91  |
|           | 發酵發光的臺灣真菌          |     |
| <b>09</b> | <b>竭「海」而漁</b>      | 103 |
|           | 預見水母大爆發            |     |
| <b>10</b> | <b>傲視群雄</b>        | 111 |
|           | 藤壺特異的生殖器官          |     |
| <b>11</b> | <b>微光秘境</b>        | 119 |
|           | 縹緲「中光層」珊瑚生態系       |     |
| <b>12</b> | <b>變調的生命之歌</b>     | 131 |
|           | 臺灣溪哥被盜用「身份證」的一頁滄桑？ |     |
| <b>13</b> | <b>蟲蟲危機</b>        | 149 |
|           | 以明星昆蟲解析全球環境變遷      |     |

# Contents

- 14 見微知著** 157  
由雛鳥新生絨羽一窺現代鳥類演化的奧秘
- 15 適得其所** 173  
會蓋房子的現存「恐龍」
- 16 當仁不讓** 181  
從公民科學崛起的鳥類生態學研究
- 17 亦俠亦盜** 195  
竹林在生態系的角色
- 18 有「構」厲害** 211  
植物學家的太平洋人類學之旅
- 19 太平島不太平靜** 227  
南海主權風雲再起與其珊瑚礁的保育策略

# 多多益善？

## —— 正視生物多樣性的重要價值

羅馬克、林雅熒、町田龍二

生物多樣性（biodiversity），指的是對地球上各式各樣的生物——包含動植物以及微生物——物種數量及組成的變化，它是維持地球生命整體機能的指標。然而，人類活動所造成的氣候變遷與棲息地被破壞，快速改變了地球上的動植物群落，最終導致物種的滅絕。生物多樣性流失衝擊了生態系統的運作和供給人類的生態系統服務，而我們正在目擊這世界上各種生態系統的巨變。可惜我們並未細究這些大規模的改變對生態系統所造成的衝擊；甚至我們的知識尚未達到如何得知生態系統結構的變化，更無法得知這些結構的變化對於生態系統的服務功能有什麼樣的影響。簡單的說，生物多樣性究竟如何影響生態系統服務以及其運作呢？

近年來人類意識到生物多樣性保育的價值，因此努力維持世界上的生物多樣性，其中最迫切的議題就是防止物種滅絕，因為它是影響生態系統服務（ecosystem services）最大的因素。生態系統服務是人類從生態系統中獲得的整體利益：人類社會需要生態系統來提供各種不同的需求和

## 生物多樣性的機能



調節服務。生態系統是養分及水等自然資源的主要來源，對維持生物族群來說極為重要。除了穩定族群數量之外，它也提供有效的庇護以避免有害物種的入侵。整體而言，全球生態系統服務的價值約為1950億美元，而生態系統的這些益處高度依賴生態系統功能（ecosystem functions）。

生態系統功能是生態系統維持其過程的能力，例如食物鏈中的養分循環、能量流動以及抵抗害蟲入侵等都屬於生態系統功能。許多研究人員已開始研究生物多樣性與生態系統功能之間的關係，藉以瞭解生物多樣性如何影響生態系統服務機制。透過這些研究，科學家們發現了生物多樣性對於人類的重要價值。

早在1958年，英國科學家查爾斯·艾爾頓（Charles Elton）就已經開始了生物多樣性在生態系統中擔任何種角色的研究。他提出的理論認為：多樣性增加可以使生態系統更穩定且富饒。有趣的是，這個論點在當時的科學家之間頗受歡迎，但卻不是研究主流，因為多數科學家還是專注於探討生物多樣性的成因而非研究其結果。除此之外，數學家們也因為缺乏生物多樣性與生態系統之間的有效數據而質疑這個理論。由於上述原因，生物多樣性和生態系統功能關係的研究一直沒有受到重視，直到人們終於發現因人類活動、生物棲息地被破壞和氣候變遷而引起的多個物種滅絕，才在1993年重新檢視艾爾頓的理論。該年在德國舉行了一次討論生物多樣性流失對生態系統有何影響的學術會議。這次會議使全球相關領域的科學家聚集在一起，致力於商討生物多樣性和環境惡化的議題。大多數人在該次研討會後，都同意生物多樣性在生態系統中的重要性，並提出了生物多樣性可能是調節生產力、養分利用和環境穩定性等關鍵因素的結論。

這十多年來關於生物多樣性的研究結果顯示，高度

多樣化群落的生產力大約是由單一生物種類組成群落的兩倍。美國明尼蘇達大學的喬治·大衛·提爾曼（George David Tilman）教授根據上述理論對草原群落進行了長期研究。結果顯示草原群落生物多樣性增加，如植物量和植被覆蓋率增加，整體生產力也會跟著提高。此外，透過草地群落的觀察研究，提爾曼教授也指出：與只有單一草種的地區相比，多樣性高的草地群落，草種群落的穩定度更高。藉由這個研究，他建立了多樣性與生產力相輔相成理論——高度多樣性可以帶來更高的生態系統生產力。這個理論延伸到經濟作物來看，意味著在種植多種作物的農場，往往比只種植單一作物的農場有更高的產量。舉例來說，在一定耕作範圍內種植更多不同種類的禾本科作物，如稻米、玉米、小麥等，會比只種植單一作物的區域有著更健康且抗蟲害的能力，進而提高產量。在漁業方面，物種組成較複雜的生態系統大多也可提供更多食用的魚類。根據上述的研究，可得到了一個結論：生物多樣性對於生態系統的穩定非常重要——栽培作物可以更有效的抵抗寄生蟲的影響，避免農民損失；海洋中的魚群也可以在沒有寄生蟲的危害下更健康地生活著。總而言之，生物多樣性高的地區，對害蟲或寄生蟲的入侵具有更高的抵抗能力，這有利於經濟作物持續供應動物和人類的消費需求。藉由這一系列的觀察，科學家也推論生物多樣性在抑制害蟲、寄生蟲、入侵物種、疾病傳播，發揮著重要的功能。

有了生物多樣性和生態系統功能關係的概念之後，

為了更清楚兩者的關聯，科學家收集了從實驗室到自然生態系統中的一系列研究數據。總結這些已發表的論文，無論陸域或水生等不同型態的生態系統，生物多樣性皆甚為重要。以美國的農業生態系統為例：增加傳粉媒介的多樣性，例如蜂、蝶等，可以使南瓜、咖啡和西瓜的產值提高百分之二十，轉化為實際金額，等於一年可增加六萬美元的收入。在淡水生態系統方面，美國密西根大學的布拉德利·卡迪奈爾（Bradley Cardinale）教授研究發現：水中漂浮的微藻生物多樣性若能提高，將會有助於透過養分利用分配來改善水體的水質。這個發現對淡水水庫或其他水源的管理有著重大意義。森林生態系統也顯示：樹木多樣性高的森林具備較佳的固碳能力。許多的論文也已證實植物產量增加是由於生態系統的碳固定增加，而碳固定的增加則是因為生物多樣性的提升。生物多樣性在舒緩氣候變遷方面也非常重要，它可以防止二氧化碳等溫室氣體的累積，進而有助於降低地球的表面溫度。總體而言，生物多樣性在生態系統功能和服務中的角色重要性就如同飛機上的鉚釘，它確保整個系統處於正確的方向並維持其過程，否則可能發生大災難。

從生物多樣性和生態系統功能的關係可知，生物種類的多樣化對於生態系統的影響遠比我們從前所認知的還深。這個關聯性也存在於不同的陸域和水生生態系統。未來的研究方向將會著重在生物多樣性對於生態系統的調節過程，以及最後影響生態系統服務的機制。同時，研究人

員也想知道生物多樣性如何影響珊瑚礁群、地下水系和湖泊生態系等為人類提供重要的效益的生態系統。關於生物多樣性與生態系統功能之間密切關係的一系列數據，加強了對不同物種在環境保護上的需求。生物多樣性對於維持生態系統的生產力和穩定性是必要的，從而使其具有更高的服務價值。所有的環境決策，都可能涉及生物多樣性在生態系統中的關鍵作用。因此，我們必須作出更多努力，吸引大眾對生物多樣性流失——諸如環境惡化、棲息地破壞等——的關切。如此，才能激發出對環境政策更嚴格的規章，進而保育地球上不同生態系統中的生物多樣性。

### 後記

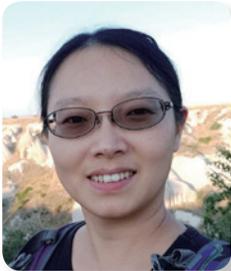
在過去的幾年中，隨著生物多樣性的迅速減少，我們需要付出更多的成本來維持原有的環境。藉由本文，希望能將保護和管理臺灣生物多樣性的理念成為當務之急，這不僅僅為了人類，而且要為臺灣其他多種生命形式確保更健康及穩定的棲息地。

## 作者簡介



### 羅馬克 (Mark Louie Lopez)

菲律賓籍，目前為中央研究院與臺灣師範大學合作的國際研究生學程的博士班學生，研究主題為湖泊、河川及地下水等生態系統中的淡水浮游動物的保育和多樣性。目標是提高民眾對於生物多樣性重要性的認識，以及提供相關數據給淡水資源管理進行適當的決策。



### 林雅瑩

中央研究院生物多樣性研究中心研究助理，中興大學昆蟲系畢業。喜愛上山（滑雪）下海（潛水）及到各地田野調查，研究範圍是看老闆想研究什麼就做什麼。



### 町田龍二

中央研究院生物多樣性研究中心副研究員，日本東京大學博士。專長為海洋分子生態學、海洋後生動物巨基因體學、演化生態學等。研究範圍涵蓋海洋無脊椎動物、浮游生物等。



澎湖第三漁港（鄭明修研究員提供）

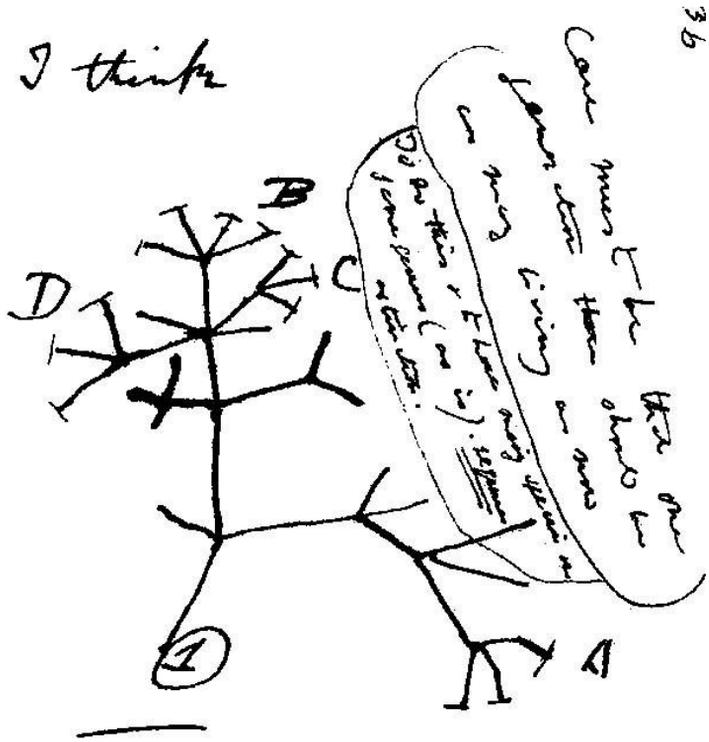
# 正本溯源

## ——生物親緣演化樹的脈理和論戰

王博群、吳宗賢、趙淑妙

### 由「樹」思考生物的親緣演化關係

早在18世紀中葉，生物學之父達爾文就首先運用演化樹（或生命樹）的觀念來描述物種的起源及多樣性（圖一）。想像一棵樹，它的地上部由樹幹及樹冠所組成，樹冠內的枝條皆由樹幹發育 / 生出（也就是「起源」），這表示樹冠的每一枝條（代表「物種」）起源於同一祖先，也就是有相同的「根」。而樹冠的枝條代表各類譜系家族，枝條上的側枝愈繁茂，則譜系內的物種多樣性愈豐富；反之，若枝條枯萎或折斷，則說明此類物種已滅絕，若枝條冒出新的枝芽，代表演化出新的物種。親緣演化學的英文單字為「Phylogenetics」，是一個組合字，概念來自「phyle」+「genesis」，前者為「譜系」或「家族」的意思，後者為「起源」或「發生」，所以這個英文單字很明確地指出親緣演化學的研究方向：物種譜系的起源與關係。



圖一、親緣演化樹的雛形，引用於達爾文在1837年手繪的手稿。

隨著生物學快速地進發展，當物種的DNA證據被應用在親緣演化樹的推論後，生物學家發現有「根」的演化樹已不能解釋複雜的生物演化史。如前所述，親緣演化樹是假設所有物種皆起源於同一祖先，亦即物種的遺傳物質皆由父母遺傳而來，即所謂的「垂直」遺傳，然而「水平」輸入遺傳物質的案例，在自然界中卻隨處可見。例

如細胞藉由吞噬作用獲得被吞噬方的遺傳物質，最著名的案例是幾乎所有生物細胞中的粒線體及植物細胞中的葉綠體，它們分別是在生命演化的早期（約20億年前），由真核生物的祖先經由吞噬作用攝取變形菌及藍綠菌的遺傳物質而來。其實物種間遺傳物質的水平轉移比我們的想像還容易，且多發生於低等生物，如細菌及藻類等。有趣的是，水平轉移遺傳物質與物種的親緣從屬通常無直接關連。即使親緣關係非常疏遠的雙方，亦可互相轉移遺傳物質，例如無油樟（*Amborella trichopoda*）的粒線體擁有許多外源的DNA片段，其來源可能是與其有交互作用的藻類及苔蘚。有鑒於此，演化網或生命網（Phylogenetic reticulation）的進階概念應運而生，彌補了樹狀結構所無法描述的雜交關係、基因水平轉移、遺傳重組等現象。演化網沒有末梢枝條，也就是說沒有任何一個枝條在分開以後，便永遠獨立於其他枝條。事實上，基因系統樹與物種親緣關係樹也常常發生不符合的狀況，但此類進階觀念非本文的重點，在此不予深究。

## 親緣演化樹的架構與型態

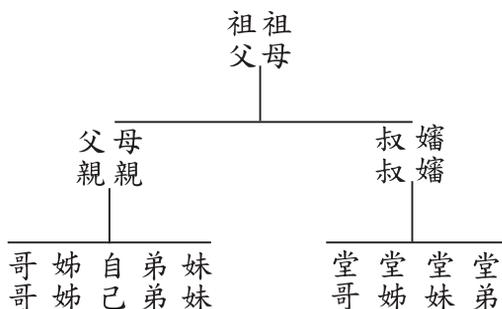
### 一、親緣關係

我們都有看過族譜（圖二），沒看過的讀者請查看家族神主牌背後是否有相關紀錄。在族譜裡，同一世代的人

們被放在相同水平上，在同一世代裡，親兄弟姊妹與自己血緣關係最近，都是由同一對父母（祖先）所生；而堂表兄弟姊妹沒有共同的父母，父母和他們的兄弟姊妹則有相同的父母，也就是祖父母。從族譜可以總結出幾個重點：

1. 親緣關係是一種回溯的觀念。同一世代的個體其血緣關係一定可以追溯至共同祖先，同世代的個體間彼此不可能是對方的祖先。
2. 親緣關係是一種集群（Cluster）的觀念。自己的親兄弟姊妹由父母所生，而堂兄弟姊妹則為叔叔嬸嬸所生，把自己及親兄弟姊妹視為一個集群，堂兄弟姊妹則為另外的集群，集群內的個體親緣關係緊密，而集群間個體的關係則較疏遠。我們把一對父母與他們的子女看成一個大一點的集群，另一對父母與他們的子女當成另一個大一點的集群，這兩個大一點的集群都擁有共同的父母（祖父母），如果將這兩個大一點的集群與祖父母一併來看，則又組成了一個更大的集群。想像一下用手抓住樹枝的一處，那麼從抓住的這一個點到從這個點擴散開的所有枝條（可以想像成這個點的子孫們）可被視為一個整體，這個整體在演化樹的結構上被稱作「分類群（Clade）」，意指可溯源至同一祖先的整體。
3. 親緣關係是一種相對的觀念。想像一下你跟你的親兄弟姊妹，哪一位和你的堂兄弟姊妹的親緣關係較接近？答案是「一樣相近」。我們可以從圖二看出端倪，不論是你自己或是你的兄弟姊妹，與堂兄弟姊妹的關係都要追

溯兩代才有彼此的共同祖先（祖父母）；那麼你跟你的兄弟姊妹的關係較近或是跟你的堂兄弟姊妹較近？答案是跟兄弟姊妹較近，因為你跟兄弟姊妹只要追溯一代就可發現共同祖先（父母），而你跟堂兄弟姊妹的共同祖先則需追溯至二代（祖父母）。



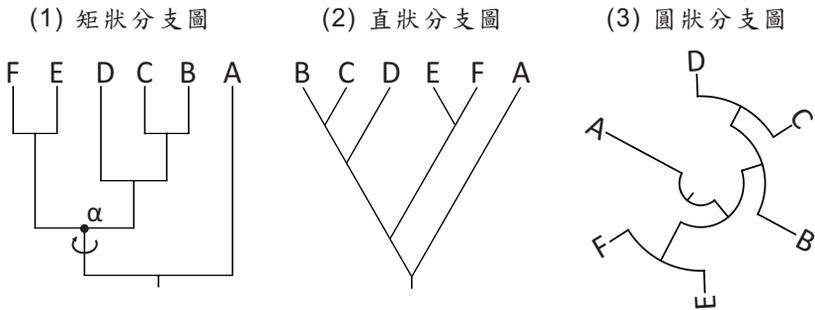
圖二、族譜示意圖，同一世代的人們會被放在相同的水平位置。

## 二、分支圖（Cladogram）

看完族譜後我們再談談分支圖。親緣演化樹常以分支圖表示，嚴格來講，分支圖不能代表親緣演化樹，親緣演化樹需有上跟下的從屬關係（祖先跟子孫）並提供時間軸予以對照。總之，我們可以把親緣演化樹簡化成分支圖的方式呈現，但分支圖不一定就代表親緣演化樹。分支圖將具有相同性質的物件集合在一起，描述它們的相對關係，而所謂的同質性的物件不一定是遺傳物質，例如若是以財富區分人群所構成的分支圖，集群內的人擁有相似的資

產，但他們卻沒有任何血緣關係。

常見的分支圖有幾種型態（圖三），雖然它們的形狀不同，但都表示類似的概念。以圖三為例，我們可以分成三個集群，分別為（A）、（（B, C）, D）、（E, F），將這三個集群的關係整合可得：（A,（D,（C,B））,（E,F）），也就是集群（E, F）與集群（（B, C）, D）的關係較近，但與A的關係較疏遠。我們只能從分支圖了解各物件的相對關係，所以說它是簡化的親緣演化樹表示方法。另外，分支圖中的節點（Node）是可以隨意180度旋轉，旋轉不會影響物件的互相關係，以圖三(1)為例，物件在水平位置上由左至右為F、E、D、C、B、A，而圖三(2)為B、C、D、E、F、A，但只要把節點 $\alpha$ 做180度旋轉，則物件的排列順序就變成一樣了。

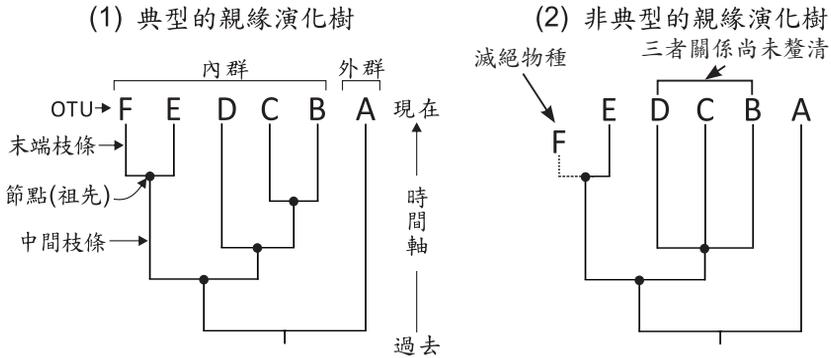


圖三、各種不同形狀的分支圖，但它們代表的物件相互關係都一樣。

## 親緣演化樹的組成元件

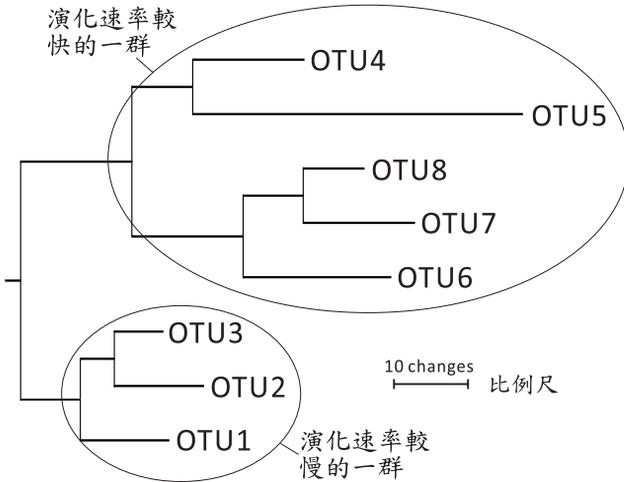
如上所述，分支圖只是簡化的親緣演化樹，因為分支圖內缺少一些重要的演化資訊。親緣演化樹則是由各種元件組成（圖四），我們將所要研究的物種或類階稱為「分類操作單元（OTU，是Operational Taxonomic Unit的縮寫）」。OTU可再分為內群（Ingroup）及外群（Outgroup），內群是我們要著手研究的物種，而外群是參考物種，有「定錨」的作用。親緣演化樹的線稱為枝條（Branch），圖四(1)內我們只關切垂直的枝條，水平枝條沒有意義。連接OTU的枝條稱為末端枝條，其餘則稱為中間枝條，枝條與枝條連接的點稱為節點，節點代表衍生出OTU的共同祖先。

親緣演化樹是有時間軸的，一般而言，所有OTU都是現生物種（Extant species），所以代表現在，因此由OTU回溯則代表過去的演化時間。OTU亦可能是滅絕物種（Extinct species），但常以虛線連結，且水平位置上會低於現生物種，如圖四(2)的F。若OTU的互相關係沒有足夠的資訊量支持，我們可針對親緣演化樹進行模糊解釋，如圖四(2)的B、C及D，雖然它們被歸類為親緣關係相近的一群，但它們之間的更詳細關係仍未被釐清。



圖四、組成親緣演化樹的各項元件。

在有時間軸的情況下，枝條的長短代表物種分化後各自的演化時間。過去的研究已經知道各種生物的演化速率是不一樣的，單細胞生物通常有高於多細胞生物的突變率；老鼠的生命週期比人類短，因此老鼠的突變率亦高於人類。在OTU都是現生物種的情況下，我們可以用枝條的長短解釋DNA的核酸取代率，突顯物種具有不同的演化速率（圖五）。同樣地，若演化樹是以物種間彼此型態的相似程度來衡量，末端枝條的長度代表OUT被量化的特有型態特徵，中間枝條則表示OTU彼此間皆擁有的型態特徵，所以中間枝條愈長，OUT彼此擁有愈多的相似特徵，而末端枝條愈長的OTU愈奇特，以圖五而言，OTU5是最奇特的物種。



圖五、沒有時間軸的演化樹，枝條長度代表改變的程度。

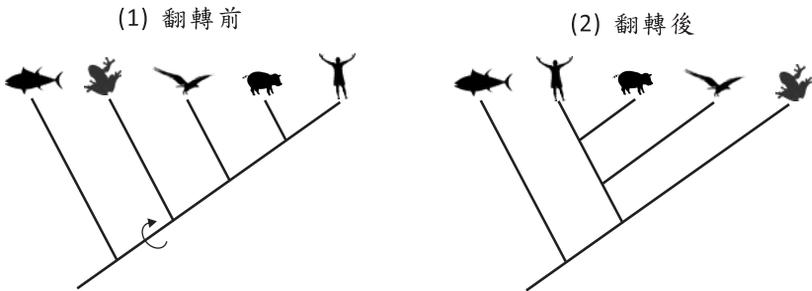
## 判讀親緣演化樹常發生的誤解

現在我們對親緣演化樹有了初步的認識，但還是要小心翼翼地判讀，許多人往往會掉進一些錯誤的陷阱，以下便是幾個常見的誤解。

### 一、是否有主枝及旁枝

人們常常有這樣的誤解：演化的過程有一條主枝，而這條主枝的最末端是人類，就這個想法來說，所有的其他物種皆是從這條主枝衍生出來的，也因此人們覺得自己是地球上最高等的生物，特別是圖六(1)的直狀演化樹最易讓

人產生這樣的誤解。然而如前所述，演化樹的節點是可以180度旋轉的，當我們握住節點並旋轉180度，結果如圖六(2)所示，我們便不會下意識覺得人類是最高等了。事實上，演化樹沒有主枝與旁枝的分別，生物亦沒有高等與低等的區別。回到本文篇首所謂的「樹」的概念，所有的枝條皆起源於主幹，這表示物種起源於同一祖先，然而樹冠的枝條代表各類譜系家族，而人類也只是眾多枝條的其中一支而已。



圖六、親緣演化樹沒有主枝與旁枝的區別，所以生物亦沒有高等與低等的區別。

## 二、排列愈靠近的物種是否親緣關係愈接近

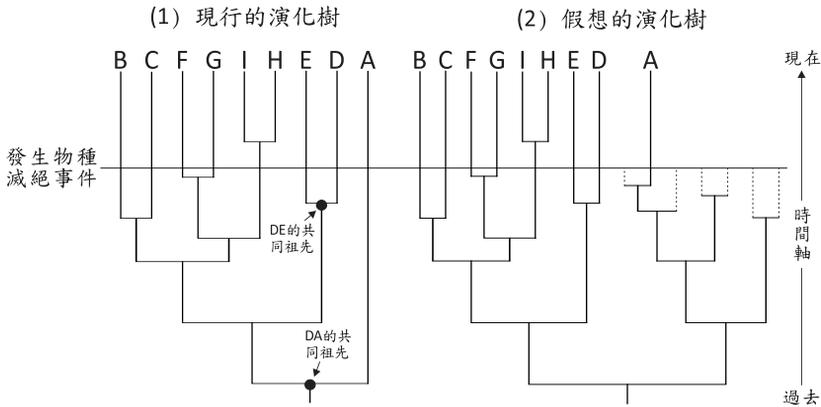
再以圖六(1)為例，豬被排在人類的旁邊，有人因此會認為人類跟豬的親緣關係較近而與老鷹的關係較疏遠，這似乎合理，人跟豬都是哺乳類。同樣的邏輯，我們也可以說：青蛙跟魚類的親緣關係較近而與人類較疏遠，因為圖

六(1)將魚類排在青蛙旁邊。但這個結論很明顯是錯的，魚類是以鰓呼吸，但人跟青蛙以肺呼吸，所以青蛙應該跟人類關係較近才對。那問題來了，為什麼用同樣的邏輯卻產生不同的結果？這是因為我們用了錯誤的邏輯。我們解讀演化樹要順著枝條回溯，從人類的枝條回溯，第一個遇見的是人與豬的共同祖先，再來才是人與老鷹的共同祖先；同樣地，若是從青蛙的枝條回溯，先碰到青蛙跟人的共同祖先，然後才是青蛙與魚類的共同祖先，所以正確的描述是：青蛙與人類關係較近而與魚類則較疏遠。更何況如前所述，親緣演化樹的各個節點可以180度旋轉，旋轉後的圖六(2)，其物種水平位置排列跟圖六(1)完全不同，難道我們又要改變看法？當然不是。所以判讀演化樹一定要隨著枝條回溯，才不會發生錯誤的判讀。

### 三、是否有最原始的物種

當我們看到某一枝條都沒有分歧且被放在親緣演化樹的最外圍時（圖七(1)），往往會誤判A物種是最原始的，因為以時間軸來看，A物種出現的最早，存活的年代最久，但這種判斷會陷入取樣不足及沒有考慮物種滅絕的陷阱。例如，建構親緣演化樹的當下，並未取樣與A物種親緣關係近的生物，使A物種特異於其他物種，造成A物種已存活很久的假象。或許有人會質疑：如果是在物種取樣上非常完備的情況下，是否能說A物種是最原始的呢？答案仍舊不行，因為要考慮物種滅絕的可能性。我們已知地球

發生過幾次的物種大滅絕，每次都有超過90%以上的生物絕滅，當已滅絕的物種被併入親緣演化樹時（圖七(2)），我們就不會覺得A物種是最原始，畢竟從時間軸來看，B、C、D、E物種的出現及存活時間皆比A物種久遠。事實上，親緣演化樹不能提供絕對的信息，而「最古老」或「最先進」就是絕對的信息。親緣演化樹僅告訴我們誰跟誰的親緣關係較近或較遠，在圖七(1)中，我們可以說D物種的親緣關係與E物種較近而與A物種較疏遠，因為順著D物種往回追溯會先碰到D與E物種的共同祖先，再繼續追溯才會碰到D與A物種的共同祖先，以時間軸來看D與A物種共同祖先出現的年代確實早於D跟E物種的共同祖先。



圖七、親緣演化樹沒有最原始的物種。當考慮物種滅絕事件後，我們發現所謂的最原始物種，是對物種親緣關係的錯誤解讀。

#### 四、改變僅發生在節點嗎

親緣演化樹的節點是我們特別感興趣的信息，那麼節點代表甚麼呢？代表了物種在這個時間產生分化嗎？如果是這樣，也就是說在節點所在的時間點，生物的性狀忽然發生了很大的歧異嗎？必須要澄清的是：生物是群體，我們假設兩個物種的共同祖先有兩個群體，這兩個群體平時都有進行基因交流，但基因交流在演化的某個時間點中斷了，最常見的原因是地理的隔離。中斷基因交流使兩群體獨立演化，而隨著遺傳因子突變的不斷累積，最終造成生殖隔離，演化出兩個新的物種。簡而言之，節點就是共同祖先群體內發生生殖隔離的時間點。如前所述，改變（或是突變）是不斷地累積的，而節點可視為物種分化的爆發點。有趣的是，人類對動植物的選拔及育種也會促進物種分化，在不斷地追求「純」種品系的要求下，某些品系與野生種將可能產生生殖隔離，進而加速物種演化。

### 親緣演化樹是假說

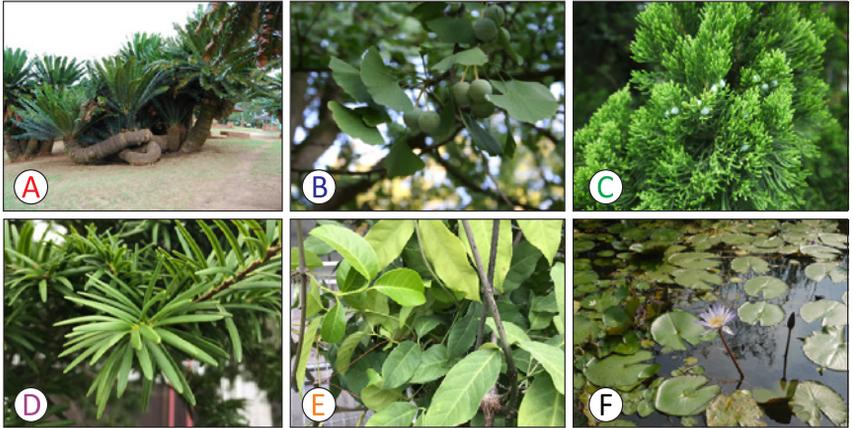
親緣演化學是以現有的證據（DNA或形態學證據）推論過去發生的事件（親緣關係事件），追溯的事件小至親代的關係，例如人們的DNA驗親；大至整個生物界的親緣關係，例如近期很流行的地球生命樹（Tree of Life）。但在此要特別強調：我們無法回到過去，目睹生物的演化過程，我們只能像偵探一樣，用手上現有的資料來推論，而

且事件發生的越久遠，推論的困難度越大，因為在時間長河的淘洗下，證據清晰度往往被消磨大半。也就是說推論近代親緣，如父子間的驗親，其可信度很高，但推論跨大類階的物種關係，如生物界的科與科之間的關係，或目與目之間的關係，使用不同DNA證據，或不同的演算法，推論的結果可能會不一致。

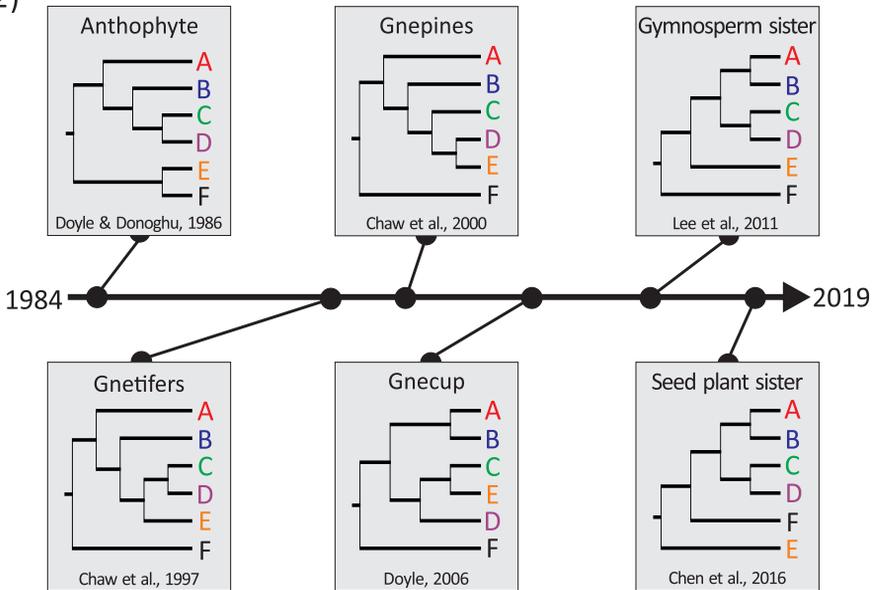
以裸子植物的親緣演化關係為例，諸多親緣關係假說已被提出，學界對裸子植物親緣關係的爭論，紛擾近30年卻仍未定論。現生的裸子植物可分成五個類群，分別為蘇鐵、銀杏、柏類、松類、買麻藤類。若加上被子植物，則組成所謂的種子植物（圖八(1)）。蘇鐵及松柏類我們在校園或植物園常見，銀杏相信大家也不陌生；但買麻藤在臺灣卻很少見，這類植物的原生地在東南亞及其他熱帶國家，其種子常在當地被視為食物。如圖八(1)的照片所示，買麻藤看起來如同被子植物，葉子擁有葉脈構造，具有如同藤蔓般的纏繞莖可攀爬其他植物，但買麻藤具有毬果，種子無種皮，這些特徵又與其他裸子植物相似。早期的生物學者是以形態學為證據，得到買麻藤與被子植物親緣關係較近而與其他裸子植物較疏遠的假說，也就是所謂的「生花植物假說（Anthophyte hypothesis）」，但這個假說卻被以DNA為證據的分子演化生物學研究所推翻。

然而，以DNA為證據的演化學研究也衍生出各種不同的假說，如圖八(2)所示，「買麻藤松柏類假說（Gnetifers hypothesis）」，這一派假說支持買麻藤與松

(1)



(2)



圖八、裸子植物的親緣演化假說。(1)現生的六大種子植物類群：(A)蘇鐵；(B)銀杏；(C)柏類；(D)松類；(E)買麻藤類；(F)被子植物。(2)過去被提出過的裸子植物親緣演化假說。

柏類是關係最近的姊妹群；另一派假說則認為松類與買麻藤關係較近而與柏類的關係較疏遠，即所謂的「買麻藤松類假說（Gnepines hypothesis）」；「買麻藤柏類假說（Gnecup hypothesis）」則抱持相反觀點，支持柏類與買麻藤是關係最近的姊妹群；「裸子植物姊妹群假說（Gymnosperm sister hypothesis）」則認為買麻藤是其他裸子植物的姊妹群；「種子植物姊妹群假說（Seed plant sister hypothesis）」則推論買麻藤是其他種子植物的姊妹群。在此需特別聲明，較晚發表的假說不代表其可信度較高，所有的假說都是「推論」，也是可以被挑戰的。哪天有位生物學家發現新的證據，或是對舊證據提出新的詮釋，新的親緣演化假說就會被提出。所以說親緣演化樹所推論的物種親緣關係僅代表各項假說，只要生物學家提出合理的證據及詮釋，能說服其他學者，假說就可以被接受。

## 結論

常聽人說人類是從猴子演化而來的，但這種直線式的思考是不正確的。較精確的說法是：猴子跟我們是兄弟姊妹的關係，我們跟猴子擁有共同的祖先，因此我們沒有比猴子高等。「樹」狀的思考催生出親緣演化樹的應用，也更能準確地描述物種的親緣關係。讀者若對親緣演化學感興趣，想更深入地了解其學說及研究方法，不妨研讀Page & Holmes博士的著作Molecular Evolution: A

Phylogenetic Approach及Dan Graur博士與李文雄院士撰寫的Fundamentals of Molecular Evolution。

## 後記

我們正處於DNA定序技術蓬勃發展的時代，藉由資源共享，得以獲致更豐富而完善的分子資料。許多傳統理論 / 見解，正等著我們以大數據、生物資訊、新演算法去重新檢驗，歡迎讀者與我們一同加入探索物種起源的行列。

## 作者簡介



### 王博群

臺灣大學地理與環境資源學學士，現就讀中央研究院生物多樣性國際研究生學程（TIGP Biodiversity Program），興趣是分子演化。參與此本科普書的撰寫是他的首次經歷。



## 吳宗賢

臺灣大學森林學博士，中央研究院生物多樣性研究中心博士後研究學者。農家子弟，平常熱愛山林探索。



## 趙淑妙

中央研究院生物多樣性研究中心特聘研究員兼主任。美國杜蘭大學生態與演化學博士。專長植物親緣演化學、胞器基因體學、及核基因體學。研究物種以裸子植物及被子植物為主。閒暇時熱心公益活動，為婦女團體發聲，鼓勵女性從事科學研究。翻譯《自私的基因》一書，深獲好評。

# 是蝠不是禍

## ——肺炎疫情中被過度連結的蝙蝠與病毒

何英毅、端木茂甯

蝙蝠在分類上屬於哺乳綱的翼手目（Chiroptera），其前肢特化為翼，是唯一真正會飛行的哺乳動物。目前全世界有 1,400 多種蝙蝠，在哺乳動物中其物種數僅次於以鼠類為主的齧齒目；在臺灣則是哺乳類的最大類群，計有 38 種。物種的多樣性也反映在牠們的食性與行為，大多數蝙蝠以昆蟲及其他節肢動物為食，也有部分蝙蝠主要取食花蜜或果實，其他還有少數以青蛙、魚甚至血液為食者。蝙蝠廣泛分布於地球上的各大洲，從平地到高山，都市到叢林都有牠們蹤跡（圖一、圖二）。無論在經濟與生態上，蝙蝠都對人類有重要且不可或缺的貢獻。蝙蝠晝伏夜出的習性，加上白天休息時為了避免受到天敵干擾，許多蝙蝠棲居的地方常是蟲蛇出沒的洞穴、古老的廢墟或隱蔽的樹洞等人類無法或不願接近之處。再者，回聲定位的獨到技能，在演化過程中形塑出某些蝙蝠特異的相貌（圖三）。加上魘黑夜裡如鬼魅來去的飄忽身影，以及吸血鬼的傳說深植人心，許多文化便將蝙蝠與神秘、恐怖甚至疾病傳播



圖一、東亞家蝠 (*Pipistrellus abramus*)。常見於都市與郊區平原環境，是臺灣最常見的蝙蝠。



圖二、寬吻鼠耳蝠 (*Submyotodon latirostris*)。體重僅略超過3公克，是臺灣最小的哺乳動物，生活於中高海拔山區森林中。



圖三、臺灣大蹄鼻蝠 (*Rhinolophus formosae*)。其特化成馬蹄狀的鼻葉與寬大的外耳殼非常顯眼，具有比一般蝙蝠更複雜的回聲定位系統。

等負面形象連結。漢文化以「蝠」象徵「福」，將蝙蝠視為祥獸反而是少數的特例。

這個冬天，由於「嚴重特殊傳染性肺炎」（COVID-19，簡稱新冠肺炎，或武漢肺炎）的爆發與疫情升溫，蝙蝠再度成為媒體及公眾的討論焦點。即使新型冠狀病毒（SARS-CoV-2）目前不論是來源、中間宿主及如何由野生動物感染人類途徑都不清楚，甚至吃食蝙蝠可能導致感染新型冠狀病毒一說，也無任何科學證據支持，但各種媒體與網路社群的報導或討論彷彿已將蝙蝠定罪。只是細看這些指控，多半偏離客觀證據及嚴謹推論，常常充滿偏見與臆測，甚至不乏誇大聳動的描述。這樣的誤解已不是第一次發生在蝙蝠身上。除了前述的偏見外，可能也與相關研究的長期取樣偏差有關——相對於其他哺乳動物，穴居型的蝙蝠非常容易大量取樣，且因其常忠於特定棲所，有利於長期追蹤研究（圖四）。因此過去十多年來，科學家投注在蝙蝠身上，尋找病毒的資源與努力遠高於其他動物類群。然而錯誤或過度渲染的資訊不但無助於防疫，甚至可能造成野生動物遭受浩劫。例如過去在發現SARS是經由白鼻心傳染給人類後，中國即有大量未受感染的白鼻心遭到無辜撲殺。在臺灣與世界其他地方，也偶有因傳聞蝙蝠會散播病毒，進而破壞其棲所或甚至趕盡殺絕。

雖然最近有文獻指出，在雲南的中蹄鼻蝠（*Rhinolophus affinis*）身上曾發現與新型冠狀病毒之基因



圖四、棲息於南部某處廢棄碉堡中的臺灣小蹄鼻蝠（*Rhinolophus monoceros*）。

序列很相似之病毒，但單靠序列相似度並不足以斷定蝙蝠即是新型冠狀病毒之來源（黑猩猩與人類的基因相似度也有 96% 以上，但恐怕不會有人認為黑猩猩是造成現今地球生物「第六次大滅絕」的兇手）。蝙蝠的確帶有病毒，這點如同你、我、我們的寵物、農場裡的禽鳥牲畜及其他野生動物一樣，大家都有。人體內有各種共生的微生物群落，病毒也同樣在體內與我們共存，甚至成為人體內除了細胞核、粒線體及微生物群落外的第四個基因庫（virome）。我們身上甚至可能有 8% 的基因來源與病毒有關。雖然在 SARS 結束後的十多年來，在蝙蝠身上尋找

病毒的努力遠高於其他物種，但近期的研究顯示：與其他物種相較，蝙蝠身上既未帶有更多的人畜共通傳染病毒，也未必更容易將病毒傳播給人類。雖然如此，我們並不建議大家徒手接觸蝙蝠或其他野生動物。因為除了病毒之外，野生動物也可能帶有其他病原，且我們也有機會將身上對自己無害的病毒或其他病原傳染給野生動物（未必同樣無害）。不論是對待蝙蝠或其他野生動物，保持距離、避免接觸是較佳的對應之道。

病毒學家的確曾在蝙蝠身上找到一些致命性的病毒，但很少能夠直接傳染給人類，且大多可以透過簡單的方法預防。臺灣的蝙蝠不曾發現帶有危險的病毒，也無疑似的傳染案例。上述危險的病毒包括立百（Nipah）病毒、亨德拉（Hendra）病毒及馬堡（Marburg）病毒。牠們都不常出現，且影響規模小，大部分人可能沒聽過。蝙蝠所帶的病毒中最有名的是狂犬病毒（屬於麗莎病毒屬），近半世紀以來全球每年平均有將近6萬人死於狂犬病，但其中 99% 是由狗傳染，剩餘的才是其他野生動物及蝙蝠導致。目前只有美洲的蝙蝠帶有狂犬病毒，且由於狂犬病已可有效透過注射疫苗預防及治療，因蝙蝠而致死的案例，主要集中在醫療資源較不普及的中南美洲，受害者多是在室外睡覺時被吸血蝙蝠咬傷所致（圖五）。我們所處的舊大陸及澳洲，蝙蝠僅帶有與狂犬病毒同屬的其他麗莎病毒，其造成的死亡案例很少，歷史上僅十多例。至於其他影響較大也較有名的 Ebola（伊波拉病毒感染）與 MERS（中東呼吸



圖五、普通吸血蝙蝠（*Desmodus rotundus*）。全世界僅有三種吸血蝙蝠，皆分布於中南美洲。這是最常見的種類，2005年於哥斯大黎加進行調查時捕獲。

症候群冠狀病毒感染症），蝙蝠過去曾先後被懷疑是這些病毒之天然宿主，但前者因多年來在蝙蝠身上的努力探索無結果，目前焦點已轉向其他動物；後者則已證明駱駝才是傳染源與天然宿主。SARS 是由少數帶有病毒的白鼻心直接傳染給人類，自 2005 年之後病毒學家曾陸續在多種蝙蝠身上找到與 SARS 病毒類似之冠狀病毒，但都非真正的 SARS 病毒，因此雖有人懷疑是蝙蝠先傳染給白鼻心，但目前仍缺乏直接證據。

除了以上的狂犬病毒外，其他病毒大多需要透過中間宿主才有機會感染人類（Nipah 病毒有機會透過被果蝠污染的生椰棗汁傳染）。人畜共通傳染病的中間宿主，多半是家畜或圈養的野生動物。從病原的角度來看，不同野生動物宿主像是不同的棲地環境，要入侵新宿主須能跨過環境差異的門檻；其次，自然狀況下與宿主共域的其他野生動物也容易因長期接觸互動而帶有抗體，因此病原的跨物種傳播在自然狀況下並不常見。然而當病原有機會接觸未曾遇過的宿主時就未必如此。例如，最初傳聞是這次疫情起源的武漢海鮮市場，其販售來自各地的多種活體的野生動物，除了導致自然狀況下原本少有接觸的物種間出現密切接觸機會，其通常擁擠、缺乏適當照顧及髒污的飼養及販售環境、長途的運輸與配送過程，也常使動物因緊迫（stress）而處於健康及免疫力較差的狀態，這可能提供了病毒跨物種感染的絕佳機會。因此許多國際野生動物保育團體對此次事件的建議，便是希望各國政府能關閉活體野

生動物市場，甚至進一步禁止所有野生動物交易。類似措施過去在禽流感防治上曾發揮了顯著功效。

作為唯一真正會飛行的哺乳動物，在適應飛行的演化過程中，蝙蝠的免疫系統也演化出一些異於其他哺乳動物的特徵。例如因應飛行伴隨的高代謝率對細胞造成的傷害，蝙蝠可能對細胞內的病原有較高的免疫容忍力，因而導致牠們體內可能帶有較多的病毒卻可安然無事；但另一方面，也有人發現相關的機制可能使牠們具有相對更長的壽命及較佳的腫瘤抑制能力。後者近年在醫學上增進了我們對老化機制的理解。有人從蝙蝠飛行時有相對較高的體溫（ $\sim 38-41\text{ }^{\circ}\text{C}$ ），認為人類的發燒反應可能無助於抵禦這類病毒，從而推論牠們所帶的病毒對人類更有致病性。但事實上，蝙蝠在哺乳動物中並非是高體溫的類群，偶蹄、嚙齒、兔型、食肉目等動物普遍有著更高的體溫。更不用說鳥類飛行時體溫遠高於所有哺乳類，平均接近  $44\text{ }^{\circ}\text{C}$ ，但不會有人因此稱呼鳥類為「萬毒之王」。

重要的是，如同其他野生動物，過去一個多世紀以來，全球的蝙蝠數量都在急遽減少。在臺灣，主要分布於嘉南平原及周邊地區的金黃鼠耳蝠即是一顯著案例。近二十年來，我們發現所有較大的金黃鼠耳蝠群集之個體數量至少減少了 90% 以上、許多甚至已完全消失（圖六、圖七）。以臺灣目前最大的蝙蝠群集，夏天時有數十萬隻東亞褶翅蝠棲居的瑞芳蝙蝠洞為例，過去在濱海公路開通後曾因過度人為干擾而導致蝙蝠消失。近年數量雖有回



◀圖六、棲居於大葉桃花心木葉子上的金黃鼠耳蝠 (*Myotis formosus*)。

▼圖七、臺灣過去最大的一處金黃鼠耳蝠群集。夏季懷孕的母蝠聚於此一老宅屋簷下，一同生殖育幼，此棲所在二十多年前仍有二百多隻個體，近年僅剩不到十隻。



升，但也已不復當年（圖八、圖九）。在世界其他地方，蝙蝠長期以來一向不乏因獵捕、商業利益、醫藥及文化需求、偏見或恐懼而被刻意殺害的案例，這是過去最常見的死因。雪上加霜的是，近十多年來又接連出現更大的威脅——北美洲蝙蝠的白鼻症候群（white-nose syndrome），以及包括臺灣在內，全球各地都在快速增加的風力發電機。兩者合計已殺害了數百萬甚至上千萬隻的蝙蝠，這些都與



圖八、東亞摺翅蝠（*Miniopterus fuliginosus*）。臺灣常見的穴居性蝙蝠，單一棲所之群集規模可超過十萬隻。



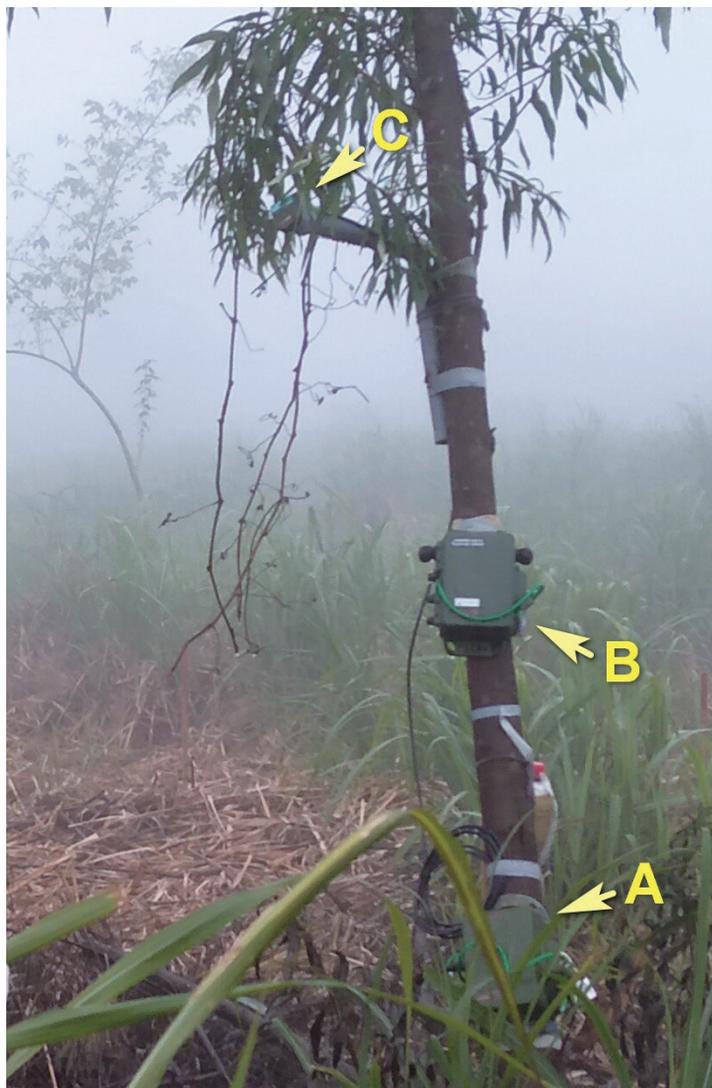
圖九、夏天傍晚民眾聚集在瑞芳的北濱公路旁，等待數十萬隻的東亞摺翅蝠由對面山腳下的海蝕洞飛出覓食。



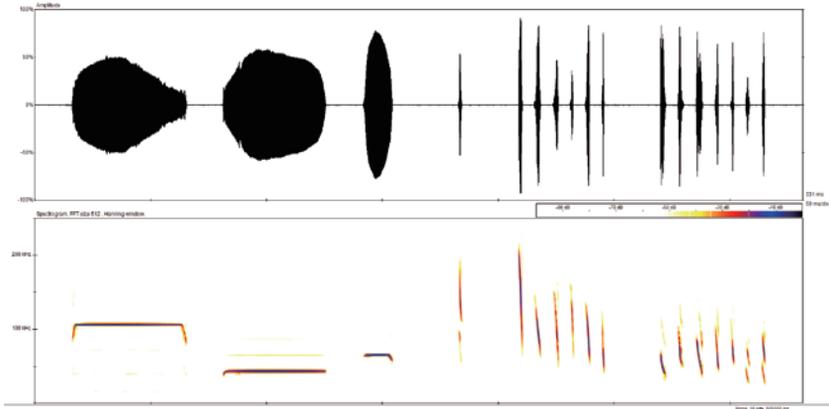
圖十、風力發電機下方發現的蝙蝠屍體。

人類活動有關，且仍是進行式（圖十）。蝙蝠常因數量龐大的群集而引人注目，讓人誤以為牠們有很好的繁殖能力。但實際上多數蝙蝠一年只生一胎，一胎只有一仔，因此當族群數量一旦因干擾而劇烈下降時，通常需要很長的時間才有機會回復。蝙蝠能替植物授粉、傳播種子，也能抑制農業害蟲，不論在維持生態系平衡或是減少農業損失都有顯著貢獻，蝙蝠數量減少，代表的是牠們能提供給人類的生態服務也跟著減少。

大多數的蝙蝠於飛行時，會持續發出人耳聽不到的超音波叫聲進行回聲定位。其原理類似聲納或雷達，可藉此探索環境及偵測獵物。近年來我們研究室利用可收錄超音波的蝙蝠錄音器，長期在臺灣各地監測蝙蝠的活動。在人工智慧與機器學習工具的協助之下，我們透過錄音中蝙蝠回聲定位叫聲的特徵及數量多寡，評估蝙蝠的群聚組成與活動趨勢變化（圖十一、圖十二）。再配合物種棲地適合度的分析與模式建立，了解棲地環境及氣候如何影響蝙蝠的群聚與活動，並探討氣候變遷、極端天氣事件、風能開發等自然與人為擾動對蝙蝠的衝擊。希望可以透過對蝙蝠更多的認識，減少人們對牠們的誤解，並利用研究成果，降低人類與蝙蝠或其他野生動物間的衝突，以達到人類與自然的和諧共存及永續發展的目標。



圖十一、本研究室長期架設於野外的自動錄音系統。包含(A)可收錄超音波叫聲的蝙蝠自動錄音器、(B)用來收錄一般動物叫聲的可聽音自動錄音器，機器上方兩側之黑色突起為麥克風、(C)搭配蝙蝠錄音器之特殊麥克風。



圖十二、臺灣17種蝙蝠之超音波叫聲波形圖（上）與頻譜圖（下）。  
圖中每一脈衝（pulse）代表一種蝙蝠之單一回聲定位叫聲。

蝙蝠的確帶有人畜共通病毒，跨物種傳播的機會也的確存在；然而，蝙蝠同時對人類與生態系也有不可取代的價值，且正面臨嚴重的生存威脅。在歷史上，蝙蝠與人類一直和平共存著，少有將疫病帶給人類的紀錄。不論是史前的洞穴，後來的茅屋、木屋，甚至是現代的建築，蝙蝠一直都在我們身邊，也安分地扮演著生態系行事低調卻本領高強的隱者。誇大甚至偏頗的陳述或報導，無助於解決當前問題，當公衛議題牽涉到動物保育時，我們更應對相關證據小心審視與評論。對於防疫，除了繼續在野生動物身上尋找病毒之外，更需探討新宿主間傳播的機制，藉此避免這些病毒跨物種感染肇禍。最重要的是，我們在教育上，應盡可能傳播正確的相關知識，而非激起恐懼與偏見，這不論對防止人畜共通傳染病的發生及散播，或是推動蝙蝠保育都是關鍵所在。



圖十三、漢文化以「蝠」象徵「福」。在臺灣的傳統建築、雕刻甚至器皿上也常可見到蝙蝠身影。圖為雲林鄉間一處傳統三合院山牆上的浮雕，馬背下可見一從天而降之蝙蝠。

## 後記

人類過去很多對自然的恐懼常僅是由於不了解或誤解。蝙蝠是人類真正的好朋友，一直在你我周遭，幾乎不具威脅，卻默默造福人類與大自然。今天蝙蝠正因人類的威脅而逐漸消失，希望大家除了知蝠，也能惜蝠。

## 作者簡介



### 何英毅

中央研究院生物多樣性研究中心博士後研究學者，加拿大西安大略大學博士，研究範圍涵蓋動物聲學、行為生態學及保育生物學。工作之餘，常藉由演講、翻譯與寫作等方式與大眾分享研究心得及推廣蝙蝠保育。



## 端木茂甯

中央研究院生物多樣性研究中心助研究員，代理系統分類與生物多樣性資訊專題中心執行長，美國密西根州立大學博士。其研究在於瞭解生物多樣性的時空動態變化及影響機制，尤其關注環境變遷對生物多樣性的衝擊。

# 珊瑚殺手

## ——星野海綿和它隨從細菌的「幫派」結構

湯森林

星野海綿（*Terpios hoshinota*）出現在臺灣的歷史並不長，但對於關心珊瑚礁的人而言卻不陌生。由於星野海綿外表呈現黑灰或墨綠色，所以又稱它黑皮海綿。它之所以出名全因驚人摧殘珊瑚的能力，這海綿可在短時間內造成大量不同種石珊瑚的死亡，因此又獲得另個「響亮」的名號——珊瑚殺手海綿。

### 與星野海綿的初次邂逅

這個故事要從2005年珊瑚礁總體檢活動開始，綠島和蘭嶼的珊瑚礁「突然」出現一群「新住民」，其外表是一片片的黑色匍匐狀物體，覆蓋在不同的造礁珊瑚上。從表面上看來像似黑霉的物體，在臺大海洋所戴昌鳳教授的建議下，2006年由陳昭倫教授和我共同指導的臺大海洋所研究生廖敏惠決定去一探究竟。意想不到的的是這趟旅行開啟了揭露臺灣星野海綿爆發的事件，並催生許多有關這海綿



圖一、星野海綿覆蓋在軸孔珊瑚上，墨綠色者為星野海綿。右圖顯示海綿拓展的速度，每天1-2 mm。紅框內為星野海綿。

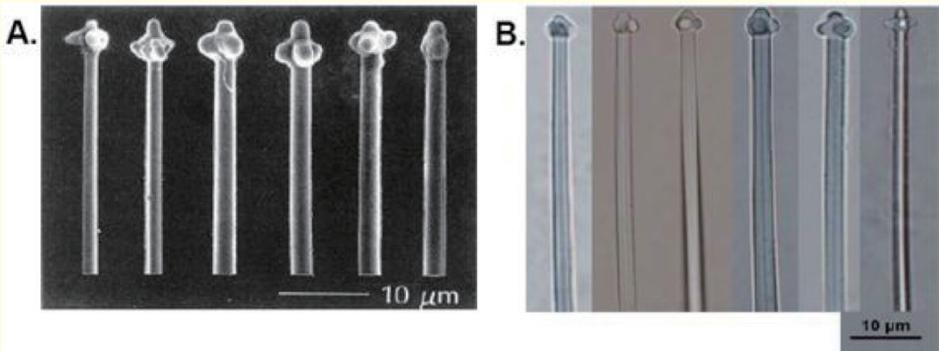
的研究。

這事件首先是由臺灣媒體熱場。在2006年幾乎所有臺灣媒體上都出現了不同的聳動標題來報導這個事件：「綠島珊瑚染不明疾病，珊瑚覆蓋率減少……。」、「綠島珊瑚疾病全淪陷」、「珊瑚怪病」等。很快地，陳昭倫教授透過顯微鏡檢查和國外專家協助鑑定後，確認這黑色匍匐狀物體其實是海綿，不是黴菌。原來有海綿具備這樣的生態行為（圖一）！許多資深的珊瑚生態學家一開始壓根兒都沒想到。但是到底海綿如何取得競爭優勢？甚麼因素造成它的大量在綠島和蘭嶼出現呢？由於對它一無所知，偏偏這又是個極為複雜的問題，涵蓋層面包括海洋化學、毒物、生態、生理、微生物。於是在營建署和科技部分別

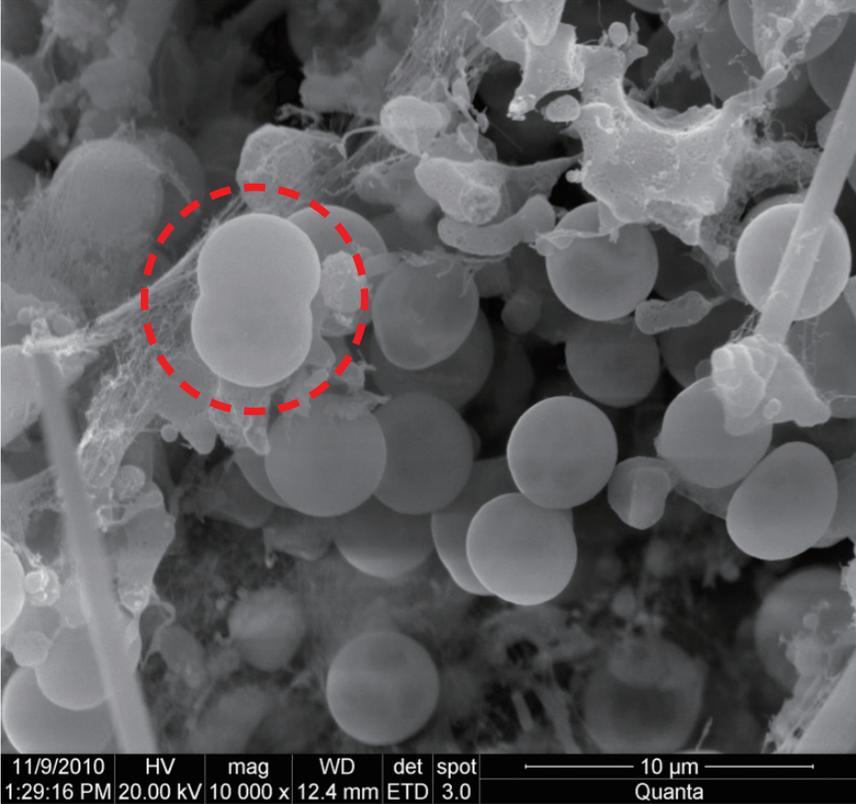
支持下，由陳昭倫教授領軍約九個實驗室（含六個研究計畫）展開研究，其中還不包括其他獨立研究實驗室。就這樣，我開始了對星野海綿的研究旅程。

## 星野海綿的分類

星野海綿的分類屬硬海綿目（Hadromerida），皮海綿科（Suberitidae），一種平鋪型海綿。海綿的厚度約0.1cm左右，體內含有大量的骨針，其形狀和大頭針相似，一面尖，一面則是數個圓突起，長 $244.7\ \mu\text{m}$ ，寬 $3.0\ \mu\text{m}$ ，頂部寬 $5.6\ \mu\text{m}$ （圖二）。



圖二、星野海綿體內的骨針。A圖為沖繩區發現的星野海綿骨針（資料來源：Rutzler and Muzik, 1993）。B圖為綠島區發現的星野海綿骨針（廖敏惠碩士論文 2008）。



圖三、星野海綿體內的藍綠菌的掃描式電子顯微鏡照片。左上處顯示藍綠菌正在分裂。

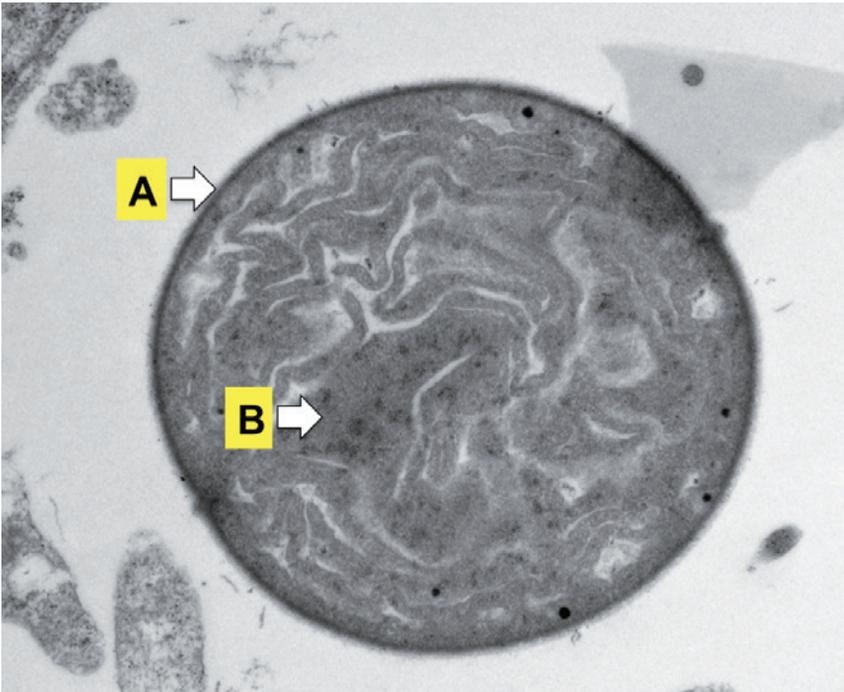
星野海綿群體一天可以拓展1-2 mm，因此它很快地在綠島和蘭嶼覆蓋大面積的珊瑚和礁石，輕易可見到它們蹤跡。隨這海綿強勢地「霸佔」珊瑚礁棲地，在綠島最高密度區每100 m<sup>2</sup> 可達46群體，在蘭嶼則高達62群體。我的研

究的工作也如火如荼地進行，在顯微鏡下的星野海綿除了本身的細胞外，最大特徵是聚集著一大群的細菌，其數量遠超過海綿細胞。這些細菌中，藍綠菌是主要的細菌群。在電子顯微鏡下密密麻麻的球狀藍綠菌，擁擠地令人驚訝（圖三）！從總生物質量角度，雖說是海綿，但其體內主要組成卻是細菌，所以究竟是該稱呼為細菌海綿，還是海綿細菌呢？這是個令人莞爾的問題。海綿和細菌到底有什麼生態關係？這項疑問便成為我急於釐清的研究問題。

## 星野海綿體內的藍綠菌

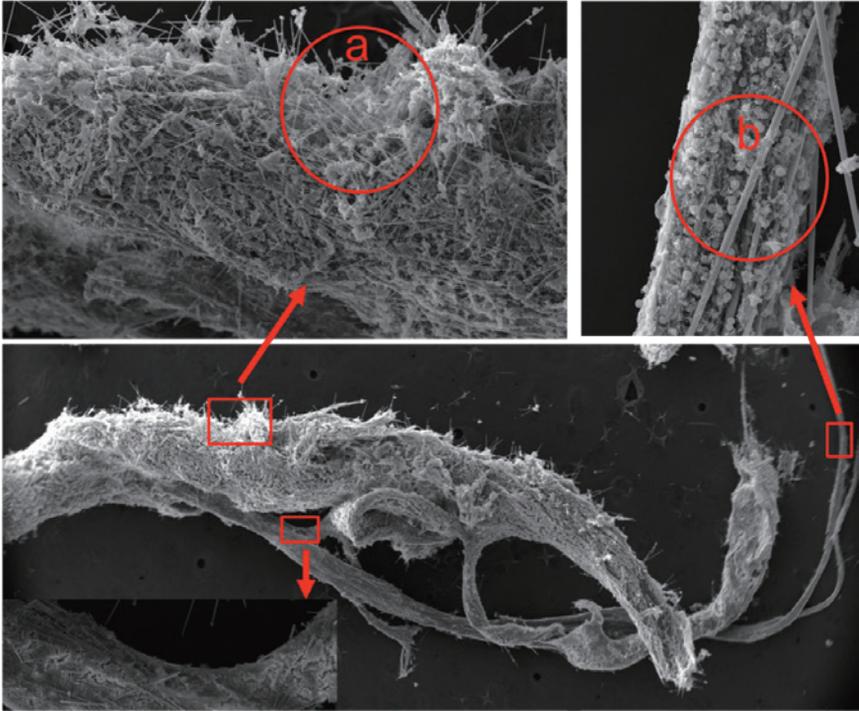
星野海綿其實還有個英文俗名叫藍綠菌海綿（cyanobacteriosponge）。這類的海綿體內經常攜帶大量的藍綠菌，因而得名。但是藍綠菌和星野海綿的關係又是如何呢？在文獻中相關記載非常少，有限的資料中僅提到星野海綿體內有許多的藍綠菌，至於它們彼此關係卻是一無所知。我的研究第一步是探討這群藍綠菌在不同的海綿群體上是否是相同種類？是否不同海綿群體卻住著類似但不同種的藍綠菌？而這些藍綠菌的真正分類地位又是如何呢？從五種珊瑚上的獨立星野海綿群體（colony）都可發現藍綠菌就是主要族群，而且其中大多數都是同一種類。藉由藍綠菌的16S核糖核酸分子的序列檢驗和其他已知藍綠菌的親源和分類關係，判斷這是 *Prochloron sp.* 新種，並非前人（Rützler and Muzik, 1993）報告所提的 *Aphanocapsa*

*raspaigella*，那是利用比對細胞型態的簡略方法所鑑定而得的結果，準確率較低。我們除了重新確認藍綠菌的分類問題，也利用電子顯微鏡觀察高解析度的細胞結構，我們發現這些藍綠菌細胞內部呈現明顯大面積不規則的膜狀結構（類囊體）（圖四），這項特徵和其它種類藍綠菌並不相同，是否與海綿共同演化有關，仍待釐清。



圖四、藍綠菌穿透式電字顯微鏡照片，內部大面積的不規則膜狀結構為類囊體（箭頭B）。A：細胞壁（cell wall）；B：類囊體（thylakoid）

檢視海綿群體的周遭尚未被覆蓋的珊瑚和海水中細菌組成，並沒有發現這群藍綠菌的蹤跡，顯示海綿和這群藍綠菌的彼此有高度專一性的生態關係，同時也沒有在其他海綿體內發現這類菌群。倘若這藍綠菌真的扮演這麼重要的角色，利用人工干擾藍綠菌，星野海綿又會如何反應呢？宋克義教授發現在海綿上方用黑板遮蓋後，星野海綿會快速變形離開無光區域，抵達有光地區後恢復正常型態，繼續在珊瑚上生長拓展，這種體態的變化行為令人意想不到。海綿本身棲地原本不受限於光線，因此海綿可以生長在許多深海無光的地方；然而，光線對藍綠菌卻是必要的，因為藍綠菌需要利用光線進行光合作用取得能量，因此黑板遮光造成不利於藍綠菌生長的環境，間接地影響到星野海綿必須調整生理和身體結構，藉以助其逃避不利環境。在我們的研究中也發現當海綿細胞轉化成繩索形結構時，海綿細胞移動的相關基因會大量表現，因應體態的轉變。這種變形的行為在顯微鏡下可以看到大部分的骨針會重新排列，形成繩索狀，以便於快速移動（圖五）。為何受干擾的藍綠菌會引發海綿細胞型態轉變，目前尚無答案，但是這種表徵的變化，應與海綿和藍綠菌間共同演化有關。



圖五、星野海綿體態變形的電子掃描式照片。左上圖中細細的骨針不規則向外（圈a），但是在海綿末端變為繩索狀，骨針排列整齊，內部有大量的藍綠菌（圈b），左下放大圖顯示繩索狀的外表結構。

## 星野海綿如何維持和特定藍綠菌共存？

藍綠菌分布非常廣，在海洋中到處可以發現這類細菌。但是如何維持和特定藍綠菌生活一起，是個令人好奇的問題。海綿是濾食生物，隨時可過濾周遭的水，從中獲得養分，因此同時有其他生物一起進入海綿腔中，如果這是星野海綿取得特定藍綠菌的方式，這些藍綠菌應該

可以在周遭環境也偵測的到，然而我們的研究卻顯示其周遭水體或是被海綿覆蓋的珊瑚體內，並看不到這些細菌的蹤跡。事實上在海綿幼生中也帶有大量的藍綠菌，這顯示藍綠菌在很早的生活史階段就已經進入海綿了，甚至在海綿的胚胎體內也是到處可以看到藍綠菌。也就是說，在胚胎形成過程中，藍綠菌就已經被包裹在胚胎內。經由細胞組織學的證據，顯示藍綠菌可透過垂直傳染（vertical transmission），在胚胎時期即可由親代直接傳至子代。這也解釋為何星野海綿可以穩定地維持這種和特定的藍綠菌共生的型態，這也解釋了為何綠島、蘭嶼、墾丁還有世界各地的星野海綿體內的藍綠菌種類都是一樣。藍綠菌和海綿有著非常緊密的伙伴關係，甚至比淺海珊瑚和共生藻之間的關係更為親密。後者在某些環境條件是可以允許分開，然而藍綠菌和星野海綿卻是緊密不分，終身相許，甚至生死與共。我們也發現在海綿群體的后端（也是相較年長的部位的海綿），當內部結構老化後，變得鬆弛且不緊實，因此容易被海浪沖刷、移除；同樣的部位也可看到藍綠菌的細胞結構也不再完整，細胞膜出現許多的破裂處，藍綠菌不良的生理狀況和周遭的海綿細胞的體態相互呼應，雖然兩者互動的生理證據仍有待確認，也再度顯示出彼此之間根深蒂固的互相依賴的關係。

## 藍綠菌是幫凶，或只是個袖手旁觀者？

星野海綿如何殺死珊瑚？體內的藍綠菌又扮演著怎樣的角色呢？這一直是核心尚未解決的問題，也是關心珊瑚健康和珊瑚礁環境問題的民眾最常提出的問題。直覺上，星野海綿群體前端會形成如耙子狀覆蓋在珊瑚上，之後藉由覆蓋遮蔽陽光，讓珊瑚共生藻無法順利進行光合作用，最後造成珊瑚弱化、死亡，這是目前最常被提及的假說之一。但是，在野外我們也經常看到有些珊瑚在海綿尚未覆蓋前即已死亡，露出它們的白色骨骼，形成一條猶如楚河漢界的白色地帶。因此，化學因子可能是造成珊瑚死亡或弱化，進而殺死珊瑚的機制。那是什麼樣的化學因子會影響珊瑚生存呢？目前仍無肯定的答案。不過琉球大學的化學家Toshiaki Teruya團隊曾發現星野海綿能夠產生一種毒素（Nakiterpiosin），該毒素可殺死人類血癌細胞（P388 cells）。最為特別之處，這毒素的化學結構是植物型的化合物，因此幾乎可以認定這毒素是藍綠菌所產生，或參與了毒素生產的過程。目前雖然並無實驗可證明這毒素可以殺死珊瑚，但藉由體內藍綠菌產生毒素的珊瑚礁生物並非少見，例如有些海鞘的毒素就是由體內共生的藍綠菌所產生。因此住在星野海綿中的藍綠菌不止世世代代「忠心」地跟隨著宿主，同時可能還供應海綿必須的營養，甚至生產毒素等「巧門絕技」來協助海綿競爭棲地和拓展群體；反之，海綿也提供藍綠菌合適的生長棲息環境，同時可能

供應藍綠菌生長所需的一些養分。

## 結語

星野海綿和它豢養的藍綠菌的生態關係，雖然仍需要更直接的科學證據來定義，但是從我們和其他研究室所觀察到林林總總犯罪現場的證據，顯示星野海綿和藍綠菌應該是共生的關係，擬人化地說這關係猶如一首廣告歌詞中：「你是我的兄弟」，它們是歃血為盟，生死與共的親密伙伴。自從我初次見到星野海綿至今已近十五年了，雖然在臺灣已經少有人再談起它，在綠島、蘭嶼的海綿群體數也不再明顯地增加，但是仍可聽到星野海綿在不同的棲地造成珊瑚死亡的消息（例如印度、馬爾地夫、印尼、馬來西亞、太平島等地方）。是否是全球環境變遷，助長了海綿如同流寇般，荼毒各地的珊瑚生態？它在2019年裡仍不甘寂寞地搶佔科學雜誌的版面，不斷提醒著珊瑚生態學者對它要「提高警覺」，也讓我再回憶起「星野海綿在臺灣」的那段研究歷史和它的「嘍囉」藍綠菌的恐怖「幫派」共犯結構。

## 後記

那是熙熙攘攘的珊瑚礁生命共同體，

譜著

牽絆彼此的命運之歌，

曲子從微米的生物奏起，耐著心，

務必小心翼翼地蒐集。

## 作者簡介



### 湯森林

中央研究院生物多樣性研究中心研究員，澳大利亞墨爾本大學博士，專長為水生微生物生態學和總體基因體學。研究範圍涵蓋珊瑚礁、湖泊和開放水域。曾在西蒙古進行過25,000公里的湖泊微生物調查工作，也探索過南海3000米深的微生物群聚。喜好吉他、烏克蘭麗。

# 世襲和招募

## ——棲息於珊瑚蟲幼生的微生物運作體系

許嘉合、野澤洋耕

### 珊瑚礁生態系的生產者與「食客」們

近年來，由於澳洲大堡礁嚴重白化的新聞與熱播的紀錄片「追逐珊瑚（chasing coral）」，相信大家對於珊瑚礁（coral reef）與珊瑚白化（coral bleaching）都不陌生。簡單來說，珊瑚礁猶如海洋中的森林生態系，號稱可以提供四分之一的海洋生物物種棲息其中。雖然只佔全球海水的千分之一面積，卻是提供電影「海底總動員」與「鯊魚黑幫」上演的重要場景。

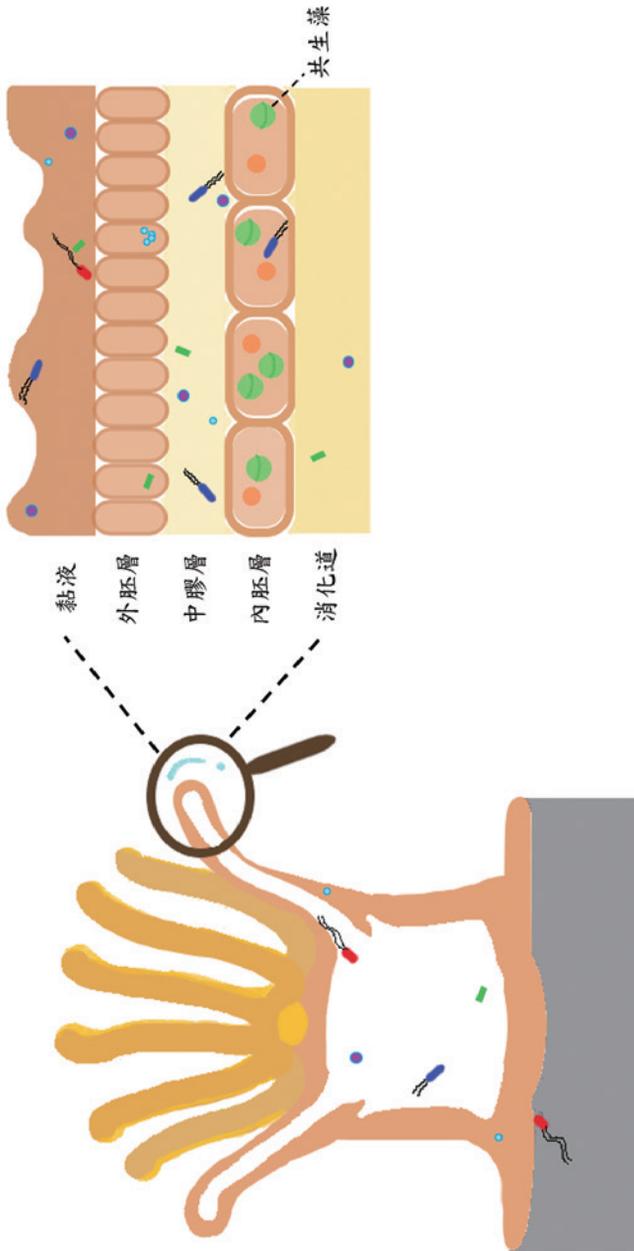
珊瑚礁除了聚集多樣肉眼可見的生物棲息外，微觀尺度下，珊瑚礁生態系的主角：珊瑚（coral）本身及其身旁還居住許多種類多元而功能奇特的微生物。上至珊瑚觸手的表皮細胞間隙（intercellular），下至珊瑚骨骼中；外至珊瑚表面分泌的黏膜（mucus），內至珊瑚蟲的消化道內（gastrodermal cavity），甚至珊瑚本身的細胞內（intracellular），都可以找到這些微生物的組合（圖

一)。這些微生物的種類形形色色，橫跨古菌、細菌、真核生物三大類。其中，最為重要的當屬可以提供給珊瑚宿主百分之九十以上碳源的共生藻（Symbiodiniaceae；屬於真核生物）。

在珊瑚的國度中，共生藻猶如生產者（農民），貢獻珊瑚群體所賴以為生的能量來源。至於其他形形色色共棲的微生物，猶如社會中的各種組成份子。其中有相當多的成員，就像是歷史上多數豪族所供養的「食客」。平常對於宿主本身（珊瑚蟲）並未提供任何貢獻，但在關鍵時刻卻能扮演重要功能。

## 一、共生藻

共生藻出生於渦鞭毛藻門（另稱甲藻門，與馬祖海域知名的「藍眼淚」系出同門）、橫列甲藻綱、共生藻科。共生藻生活於海水時，有兩條鞭毛可用來游泳；但住在珊瑚細胞內時，鞭毛便會消失。每個珊瑚細胞內可以容納約1-7顆共生藻細胞。共生藻含有葉綠體，技能是行光合作用。藉此可以回收珊瑚宿主呼吸作用排放出的二氧化碳，將無機碳轉變為有機碳，並將合成的部分有機碳提供給宿主珊瑚，而珊瑚宿主除了供給共生藻棲身的環境，也提供其他營養源，例如：氮、磷，是種互利共生型態。



圖一、珊瑚構造與珊瑚上微生物棲地示意圖。(張姪敏改編自 van Oppen and Blackall, 2019)

## 二、細菌

近年來次世代DNA定序技術的快速發展，使得偵測環境中的微生物變得簡易，因此居住於珊瑚礁的許多細菌「食客」漸漸被人們所熟知。目前已知細菌「食客」與珊瑚宿主的交互作用有：細菌幫助珊瑚宿主抵抗致病菌、固定氮源給珊瑚蟲與共生藻、幫助代謝有機硫化物等。

其中牽涉氮與硫的交互作用扮演了重要的角色。在寡營養鹽的珊瑚礁海域，有機氮是非常珍貴的。所以，可以將氮氣轉化固定成有機態氮的固氮微生物（diazotrophs）是非常重要的。最早（2004年）被發現的珊瑚固氮菌為藍綠菌（*Cyanobacteria*）。不過近年來，在珊瑚上發現越來越多具備固氮能力的微生物，例如根瘤菌（*Rhizobiales*）、弧菌（*Vibrio*）、鞘脂單胞菌（*Shingomonas*）、紅螺菌（*Rhodospirillaceae*）。

珊瑚礁在硫元素的生地化循環（biogeochemical cycle）扮演很重要的角色，因為珊瑚蟲與共生藻會產生大量的二甲基巰基丙酸（DMSP：Dimethylsulfoniopropionate）。而這類化合物可被分解成硫化物二甲基硫（DMS：dimethyl sulfide）後釋放到大氣中，完成硫化物的生地化循環。珊瑚礁產生的大量二甲基巰基丙酸會經由珊瑚的黏液釋放到海水中。所以，不論是珊瑚的黏液中，或是珊瑚礁附近的海水中，都聚集了大量可以分解二甲基巰基丙酸為硫化物二甲基硫的微生物，例如根瘤菌（*Rhizobiales*）與玫瑰桿

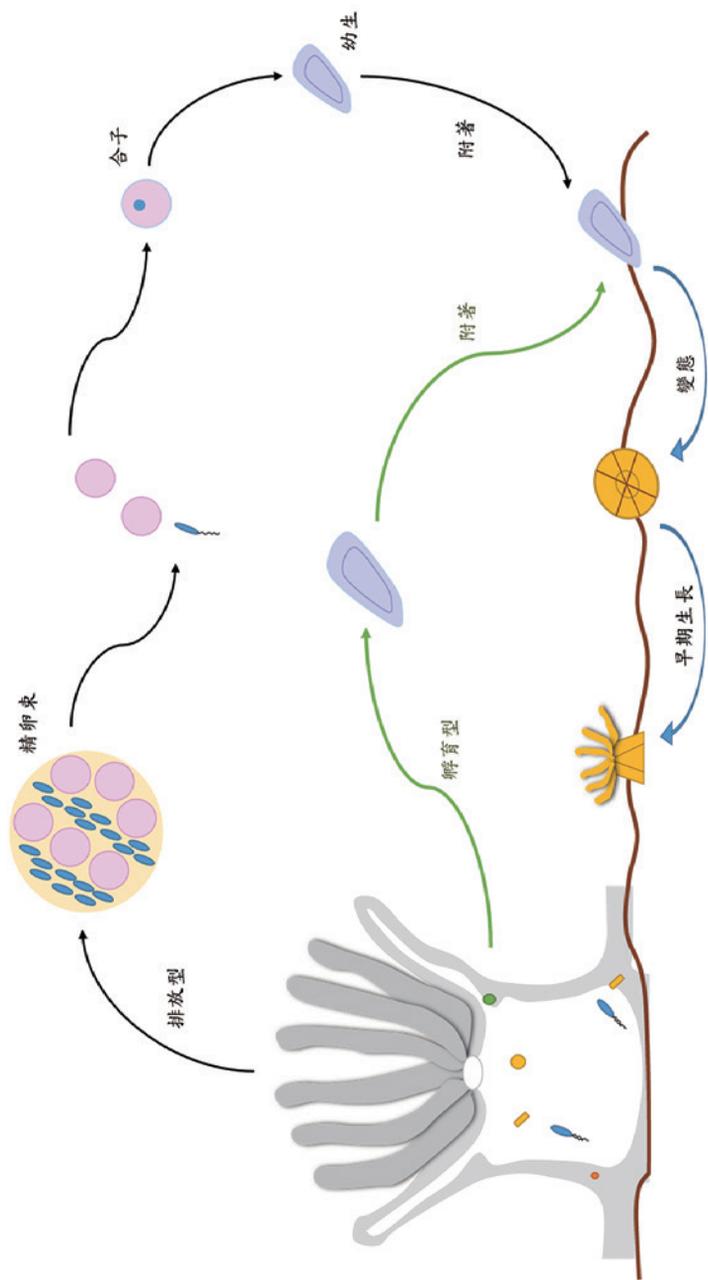
菌 (*Roseobacter*)。因為對這群微生物「食客」而言，二甲基巰基丙酸是很好的碳源。然而，豐富的二甲基巰基丙酸也吸引了一些珊瑚致病菌，例如溶珊瑚弧菌 (*Vibrio coralliilyticus*)。

在珊瑚礁發現的細菌種類甚為繁雜，多樣性甚高。因此，細菌「食客」在珊瑚宿主上的群聚組成、功能與交流，在不同珊瑚物種皆不相同。而且也可能因不同地點或不同時間而改變，並不像共生藻那般單一與穩定。其實大部分的細菌就如同「食客」，大多時候並沒有對宿主提供任何貢獻，只是混口飯吃，也不會對宿主造成有害的影響（片利共生）。不過，碰到關鍵時刻，某些細菌就會發揮它們的功能。例如：當珊瑚受致病菌威脅時，就是一些珊瑚益生菌現身表現的時候了，他們可以幫助宿主抵抗這些致病菌。果真是所謂「養兵千日，用在一時」。

## 珊瑚蟲生活史與共棲微生物的兩種生殖型態

在珊瑚生態系中，固然是珊瑚蟲本身構成主要基幹，伴隨珊瑚蟲的生殖繁衍的過程，部分共生藻和共棲的微生物也隨同參與其中，共同繁衍生長。

雖然有許多混飯吃的「食客」，但有些微生物在珊瑚生活史上仍然扮演了不可或缺的角色。這些微生物「食客」有多重要呢？他們重要到珊瑚蟲親代（珊瑚有雌雄同體的種類，也有雌雄異體的種類）在生殖時一併垂直轉移



圖二、珊瑚蟲早期生活史。

（Vertical transmission）給珊瑚蟲幼生——就如同可以傳給下一代的世襲「家奴（佃農和武士）」！

不過，不是所有家庭都能提供「家奴」給下一代。這就牽涉到珊瑚蟲的生活史與兩種有性生殖型態（圖二）：「排放型（spawner）」與「孵育型（brooder）」生殖。

「排放型」生殖是指珊瑚蟲親代將卵子與精子排放到海水中，與其他珊瑚蟲所排放的精、卵行體外受精。受精後的合子在海水中發育成浮浪幼生（planulae）；而「孵育型」生殖則是卵子與精子在珊瑚蟲體內受精、發育成幼生（planulae）後，珊瑚母體再將幼生排放出體外。不論是排放型還是孵育型，海水中的幼生找到適合地點後，便會固定附著在海底基質上，隨後珊瑚蟲個體（polyp）利用無性生殖分裂、生長成我們看到的樹狀、團塊狀或平鋪狀結構的珊瑚。

## 一、共生藻

大多數的珊瑚種類都採取「排放型」的生殖策略，只有少數的珊瑚種類採取「孵育型」。一般來說，絕大部分的「孵育型」珊瑚，生殖時排放出的幼生就已經攜帶有共生藻（垂直轉移——家奴或世襲佃農）；至於大部分的「排放型」珊瑚，在出生時則完全沒有共生藻。那些沒有家奴照顧的珊瑚蟲幼生怎麼辦呢？別擔心，在茫茫大海中還是有遇到好夥伴的機會。這些幼生在環境碰到志同道合

的共生藻後，還是可以招募它們為「長工」結伴同行一起闖蕩江湖（水平轉移；horizontal transmission）。

令人驚奇的是，珊瑚蟲幼生在發育的過程中會遇到不只一種共生藻。然而有些種類的珊瑚比較孤僻，終其一生只會和某些特定種類的共生藻建立共生關係。有些種類的珊瑚蟲幼生則比較海派，可以和不只一種的共生藻建立共生關係，甚至同時有不同品系的共生藻存在珊瑚蟲體內。只是不同品系的共生藻在珊瑚體內的比例，會因為環境變動而改變。例如：籬枝同孔珊瑚（*Isopora*）可以同時和共生藻品系C和共生藻品系D建立共生關係。當環境溫度適宜時，籬枝同孔珊瑚的體內有較多的共生藻品系C；當環境溫度升高時，共生藻品系D則變為主要族群。

## 二、細菌

那其他也很重要的細菌「食客」呢？它們也可以世襲給下一代嗎？當然可以！不過，不同於共生藻，珊瑚蟲身上總是有超過一種以上的細菌，因此珊瑚蟲與細菌間的交互作用也變得更錯綜複雜。比起對共生藻的研究，細菌在珊瑚蟲生活史中所扮演的角色目前還有許多未知。不過經由螢光原位雜交技術（FISH：fluorescent *in situ* hybridization），已經發現珊瑚卵細胞內沒有細菌。但是經由次世代定序（NGS）對珊瑚蟲幼生（egg-sperm bundle and planula）所做的研究，卻仍然發現有許多不同種的細

菌。因此目前推測，這些細菌附著在精卵束（排放型生殖）或是幼生（孵育型生殖）的外層黏膜（mucus）上，從母體一起被排放出去。也就是一種天生就自帶一群「世襲武士」在周圍的概念！另外一種推論是，母體在生殖時，將細菌一起排放到海水中，讓幼生在初期發育的過程可以很容易的將這些細菌收歸己用（招募而得的「傭兵」）。所以，珊瑚母體利用了水平轉移的技術達到了垂直轉移的目的。

不論是排放型還是孵育型生殖型態的珊瑚蟲幼生，被母體排放出來後，在早期發育的過程中，他們身上的細菌群聚多樣性會越來越高，甚至高於珊瑚母體共棲的菌群多樣性。近期的研究更是發現，珊瑚早期發育的環境對珊瑚上的菌相組成有極大的影響，影響甚至高於珊瑚蟲親代對幼生菌相的影響。也就是早期有相同發育環境的珊瑚植株，他們的菌相相似度高於有相同親代、但早期在不同環境發育的珊瑚植株。如同「蓬生麻中，不扶而直。白沙在涅，與之俱黑。」果然小時候的生長環境不論對人類還是對珊瑚都影響很大啊！

簡單來說，在從母體離開後，除了珊瑚蟲親代挑選的世襲的佃農和「食客（武士）」之外，珊瑚蟲幼生在茫茫大海闖蕩的過程中會遇到更多志同道合的夥伴，也會招募臨時的長工和傭兵一起同行。一直到幼生附著底質後，能適應新環境的細菌，或是能幫助珊瑚宿主適應新環境的細菌食客，才會被繼續留在宿主體內，而其他細菌則會消

失或離開。所以，珊瑚群落漸漸成熟後，經過了一番篩選（winnow），身上菌群多樣性才逐漸降低，菌群組成才會慢慢趨於平衡、穩定。

然而你以為珊瑚成熟後菌相就不再改變了嗎？雖然在珊瑚成熟後，珊瑚上的微生物菌相趨於穩定，但其實是一種「動態平衡」的穩定。只要環境有任何變動，珊瑚蟲身上的微生物菌相通常是最快改變，或是最快反應的。因此珊瑚上的微生物菌相，也被認為可以拿來當作珊瑚是否健康的指標之一。若是珊瑚的健康狀態不佳，則伴隨珊瑚的微生物相就會出現一些珊瑚致病菌。除此之外，近年來很流行的「珊瑚益菌」假說更提出了：當環境產生變動時，因為珊瑚上的微生物菌相會比宿主本身的反應快，進而幫助了珊瑚宿主加速適應環境，或渡過了環境變動所造成的不適。

在了解細菌類「食客」的多才多藝與共生藻的重要性之後，你是否好奇：有沒有一種細菌或是一種共生藻是打遍天下無敵手的？在任何健康的珊瑚中永遠可以發現它呢？很遺憾的是，目前還沒有發現任何一種珊瑚絕對需要的共生藻品系或是共生菌種。雖然固氮菌很重要，但不同種類的固氮菌在環境改變時，可以取代對方在珊瑚體內的功能；就像不同品系的共生藻在溫度改變時，優勢品系也跟著改變。另外，也是有不需共生藻的珊瑚。因此，珊瑚共生體上的交互作用與微生物群聚，完全是因時、因地、因角色而改變。總之，不論是垂直（世襲而來的佃農

和武士），或水平（招募而來的長工和傭兵）轉移來的成員，能幫助彼此適應當下環境才是最重要的！

## 後記

海洋是生命之源，珊瑚礁更是海洋生物多樣性的重要堡壘。然而，相較於目前甚為熱門的人類腸道菌研究，我們對海洋生物與微生物交互作用所知極為有限，遑論是海洋微生物生態的相關研究了。身為茫茫研究領域中的稀有族群，希望能藉由此篇科普簡介，撩起大家對海洋微生物生態的那根好奇心弦。

## 作者簡介



### 許嘉合

中央研究院生物多樣性研究中心博士後研究學者，中興大學生物科技研究所博士。大學畢業後跳入海洋生物的世界，並受到共生藻與珊瑚互相幫助的感召，開始關注細菌與海洋生物的你來我往。眼球會自動被「共生」的相關字眼吸引。目前研究菌相在不同種珊瑚幼生間的差異。



### 野澤洋耕

中央研究院生物多樣性研究中心副研究員，日本九州大學博士。專長為珊瑚礁生殖生態。熱愛潛水。自2009年從日本來臺灣定居已超過十年，長期致力於綠島、墾丁與蘭嶼的珊瑚礁群聚研究，也投入許多心力探究珊瑚生殖策略的奧秘。除了珊瑚，研究範疇也涵蓋了珊瑚礁生態系中的海膽、海龜、海綿與珊瑚礁魚類。

# 腹裡乾坤

## ——腸道菌對宿主的潛在影響

王達益

談起腸道菌，大部分人可能會聯想到益生菌，或是瀏覽網路時，經常跳出補充腸道菌能促進人體健康等文宣。同時有可能也會注意到「腸道壞菌」這個名詞，了解這類菌如何使人腹瀉、破壞免疫、引起腸道發炎等等。然而這些都只是複雜的腸道菌相的冰山一角，各類腸道菌如何幫助各種動物度過成長期、適應環境變化，甚至克服險峻生存挑戰？這些都是值得我們探索的重要議題。

腸道菌對宿主到底有多重要呢？這個問題可以從學界發表的一些資料來參考。以人體為例，人體內的微生物數量是人體總細胞數量的3-10倍。如果以功能性來看，微生物的基因總數更高達人類基因總數的一百五十倍。過去認為腸道菌只影響消化系統，然而最新的研究發現：腸道菌不僅與肥胖有關，甚至還跟癌症、憂鬱症、心臟病、糖尿病、阿茲罕默症等疾病息息相關。這些新的訊息不僅顛覆傳統的看法，也吸引了大量研究投入這個主題。

宿主的健康，無疑是受到腸道菌深切影響。宿主與腸道菌緊密的交互關係，可以以生態系來比喻。當生態系

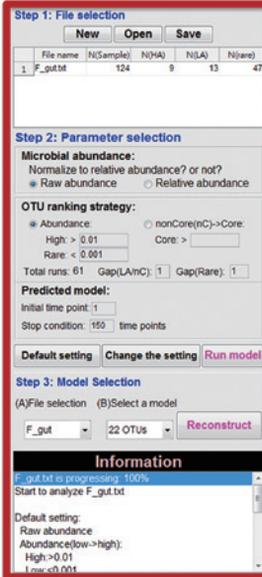
中的宿主面臨多變的環境時，腸道菌也必須產生相應的改變，甚至提供必要的協助。例如，貓熊以竹子為主食，這類食物在腸道中難以分解，需要腸道菌的幫助才能順利消化吸收。演化上貓熊是在哪個時間點發展出這樣的能力？是那些菌種提供服務？這些菌種是否產生其他副作用？都是在生態上極有價值的議題。這類微生物協助宿主適應環境的生存策略，不只饒富科學趣味，而且未來還可望應用在人體醫學上，協助人類適應多變的環境。

腸道菌研究能夠突飛猛進，該歸功於DNA 定序技術的突破。相較於早期花費了十幾年才完成的人類基因體定序，目前的技術已經可以在幾週內完成同樣的工作。這個技術應用在微生物上，可以在短時間內得到各種環境例如體表、土壤、海水等的微生物菌相，甚至是微生物基因體，當然也包含腸道這個具備多功能的環境。然而目前研究的瓶頸之一就是「資料分析」，由於影響的變因很多，微生物的種類也很繁瑣。最大的挑戰還在於：尚未被研究過的微生物種類占了七成以上，所以很難深入了解微生物的運作及其在宿主身上所扮演的角色。

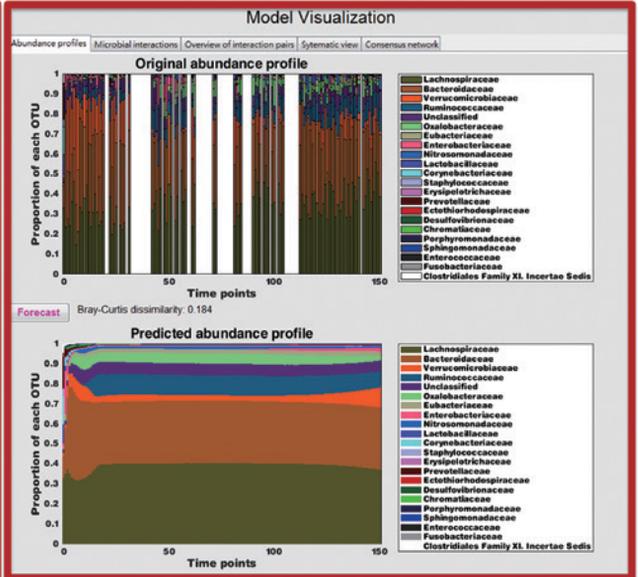
為克服目前研究的瓶頸，過去幾年我們陸續發展一些探索微生物基因體的工具，其中包括推測類似交通網路的微生物互動網路（圖一），藉此網路關係我們可以擷取微生物的「群組」，以微生物社群的概念，重新解析微生物的作用。

微生物種類繁多且與宿主的交互作用複雜，包括不同

## Loading data & preprocess block



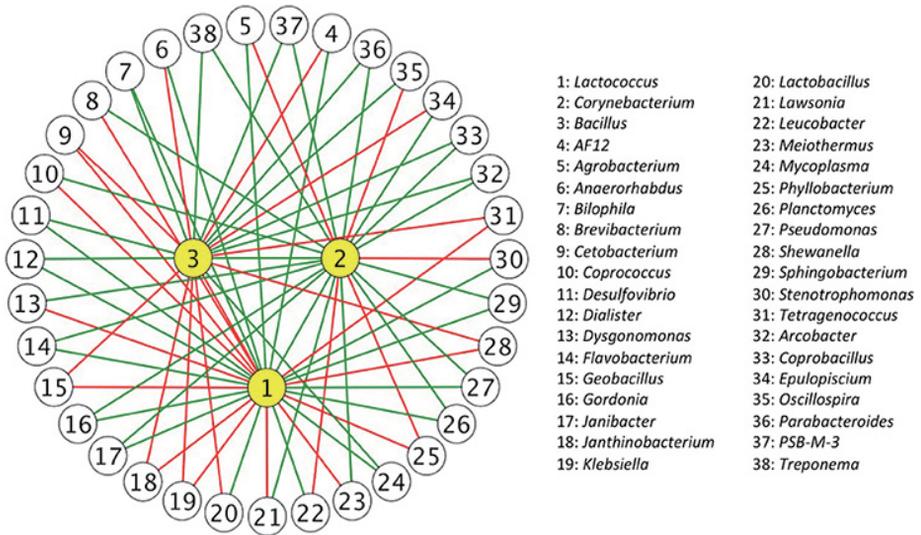
## Visualization & Analysis block



圖一、微生物網路演算軟體（MetaMis）使用介面。

發育時期，宿主的基因與遺傳，生長環境，以及感染方式等因子均可影響菌相的變化。以下簡介我們實驗室針對上述不同因子對腸道菌影響的研究。

腸道菌在宿主體內不可能是以單打獨鬥的方式存在，因此若能得知不同微生物族群的時間變化趨勢，就有機會解析它們之間的複雜關係。為了深入瞭解其中各個環節，我們藉由青蛙的冬眠來瞭解菌群初始化過程。青蛙冬眠時



圖二、經過繁瑣的演算，我們利用細菌族群的變動推估「群組」關係。益生菌（標示黃色）和其他腸道菌的網路關係，是透過洛特卡－沃爾泰（Lotka-Volterra）方程式先推估微生物群組的整體網路關係，再藉由三節點特徵網路（3-node motif）的方式找尋和益生菌緊密相扣的腸道菌群組。

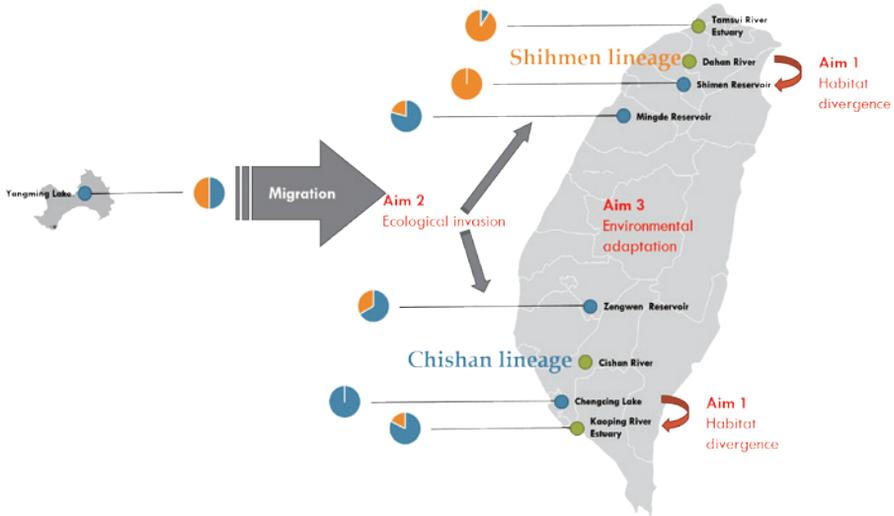
的禁食，使得其腸道菌處於缺乏營養的狀態，而以孢子形式休眠。待宿主冬眠結束時，原本呈休眠狀態的腸道菌迅速甦醒並重新建立完整的微生物互動網路。因此，冬眠行為等同於提供了一套天然的實驗室，讓我們追蹤微生物菌群初始化的過程。本項研究成功的建立斑腿樹蛙的腸道菌網路，也是世界上第一組兩生類的腸道菌網路模型。

為了探討腸道菌與其宿主遺傳演化關係，我們挑選

了分布臺灣各大水域（包含湖泊、河川、河口），且具高度環境耐受性之日本沼蝦為研究對象。除了日本沼蝦能夠適應多元的棲息環境的因素之外，近期的研究更指出：日本沼蝦的兩個品系，分別有往北與往南遷移的趨勢（圖三）。我們運用生物資訊分析方法，探索腸道菌入侵（invasion）其宿主（日本沼蝦）的過程中協助適應環境之關鍵。我們的初步研究發現：宿主的基因型是影響腸道菌相的主要因子。換句話說，就算是親戚，只要是基因型不同，各個宿主也會具有不同的腸道菌相。再者，我們也發現棲地環境的影響是不容忽視的，環境改變也會影響腸道菌組成。

這個結果喚起一個重要問題：當生物面臨環境變化時，所需要新的腸道菌族群，究竟是就地取材由新環境獲取？抑或是這些「新菌種」本來就已經以小族群的形式生活在宿主体內，隨後因應環境需求而增生？

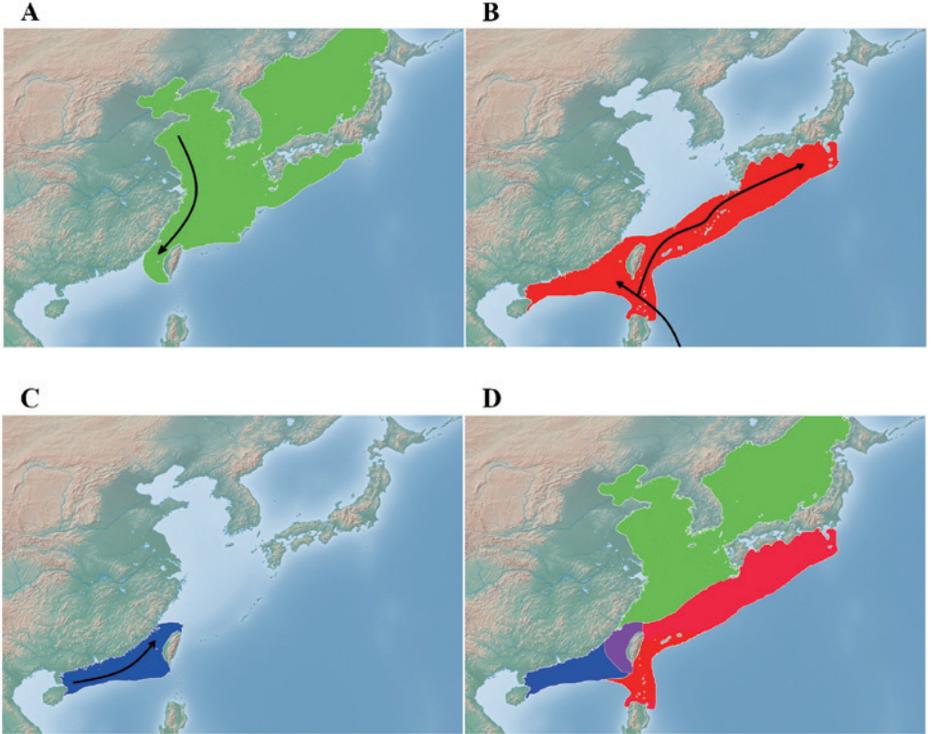
譬如人們出國經常會面臨水土不服的問題，腸道菌便是扮演其中的重要因素。為深入了解這個現象，我們鎖定經常旅行的洄游魚種進行研究。由於野生洄游魚類採樣困難，相關的腸道菌採樣及研究受到許多限制。幸好我們想到了臺灣的黑金——烏魚子，臺灣烏魚（鱈）為全球性物種、具備多種生活史特徵，其中一種行為就是洄游。最為可貴的是烏魚在臺灣海峽有三個族群（population），其產卵區域相同，卻有截然三個不同的洄游路徑（圖四）。此種特殊的自然習性，使得烏魚成為了研究野生洄游魚類腸



圖三、源自大陸（金門）的日本沼蝦往北（石門 Shihmen）與往南（旗山 Chishan）遷移的兩個品系。

道菌的絕佳模式生物。我們發現洄游到不同海域的烏魚，確實會攜帶不同的腸道菌。我們進一步搜集各地的海水菌相，也發現和腸道菌有極高的關聯性，證實進入新環境時，所造成的腸道菌變化也可能是造成「水土不服」的因素之一。

不同的感染方式如何影響菌相的變化，也是一個重要的問題。這個研究我們分別針對魚類與鳥類幼體的腸道菌。烏魚洄游的特性，讓我們不僅可以探討不同海域旅程是否改變腸道菌的組成，也可以對子代進行採樣，觀察腸道菌是否能感染給下一代。魚類腸道菌是否能垂直感染一



圖四、臺灣烏魚有三個洄游路徑而且會回到臺灣海峽產卵，這個特性可以回答腸道菌對宿主生態適應問題。(A)、(B)、(C)為洄游路徑。(D)的紫色區塊為產卵場（重繪自沈等2011）。

直是個謎，因為這類魚種不會照顧子代的，如果母魚分別攜帶了外地來的菌種且各自傳染給下一代，我們就有機會找到證據。我們已確實在母魚與仔魚腸道中可找到有關連的菌種，目前正在更深入的分析這些菌對宿主的影響。

鳥類的餵食雛鳥是很常見的行為，這背後暗示著鳥類腸道菌的垂直感染（母鳥傳染給雛鳥）途徑。其中較為特別的現象，是發生在布穀鳥這類有巢寄生行為的鳥類，布穀鳥會將卵產在其它鳥的巢中，由義親代為孵化和育雛。當巢寄生行為發生時，雛鳥的腸道菌會比較像母鳥？還是比較像養母呢？可惜野生實驗不易控制，天氣、飲食環境都會影響其結果，因此不易在布穀鳥身上獲得明確答案。偶然的機會裡我們發現實驗室裡飼養的錦花雀，時常疏忽照顧自己雛鳥的責任。為了克服這個困境，我們只好把錦花雀的雛鳥交給十姊妹（善盡褊母之責的鳥）餵食長大。我們蒐集大量錦花雀雛鳥進行餵食行為，除了錦花雀親自餵食，以及委託十姊妹餵食的實驗組之外，我們也加入了一組人工餵食的對照組，嚴格控制餵食過程，排除了可能經由母鳥的傳染途徑，藉此檢視餵食過程可對腸道菌造成多大的影響（圖五）。由於雛鳥每四小時需餵食一次，我們的研究生褊母經歷無數次熬夜，體驗了母愛的偉大，最後終於獲得答案——3天大的雛鳥與生母的腸道菌不同，10天後接近成熟時，腸道菌相會跟逐漸發展成近似養母（餵食者）。至於研究生所餵食的雛鳥，腸道菌相的多樣性較差，身形發育也較弱。

腸道菌除了我們常聽說的益生菌，其實還有廣大的微生物族群，與宿主的成長、免疫、消化等息息相關。過去我們所面臨的主要問題是：大部分的細菌無法在實驗室培養，以至於無法進行深入的研究，並了解其與宿主的關



圖五、藉由比較(A)錦花雀母鳥、(B)十姊妹代理母鳥、(C)人工餵食所飼養之錦花雀雛鳥的腸道菌相差異，我們可以瞭解母鳥對於雛鳥腸道菌建立之影響（圖示由陳湘靜協助繪製）。

係。所幸在大數據時代，這些龐大的微生物資料庫可以藉由生物資訊的方法加以分析，微生物功能也可藉由基因體分析進行預測。未來腸道菌的研究，得仰賴跨領域學者共同參與，解答宿主健康與生態適應性的相關問題。

## 後記

腸道菌對宿主的影響不容忽視，許多研究已經把腸道菌基因體跟宿主基因體合而為一，共同解釋生理生態現象。

期待更多的腸道菌研究改變人類對個體的定義。

## 作者簡介



### 王達益

中央研究院生物多樣性研究中心副研究員，臺灣海洋大學博士，專長為腸道菌分析。研究範圍包括魚類、鳥類、兩棲類之腸道菌對宿主的影響。喜好濱海休閒活動以及以異國美食。

# 讓春天不再寂靜

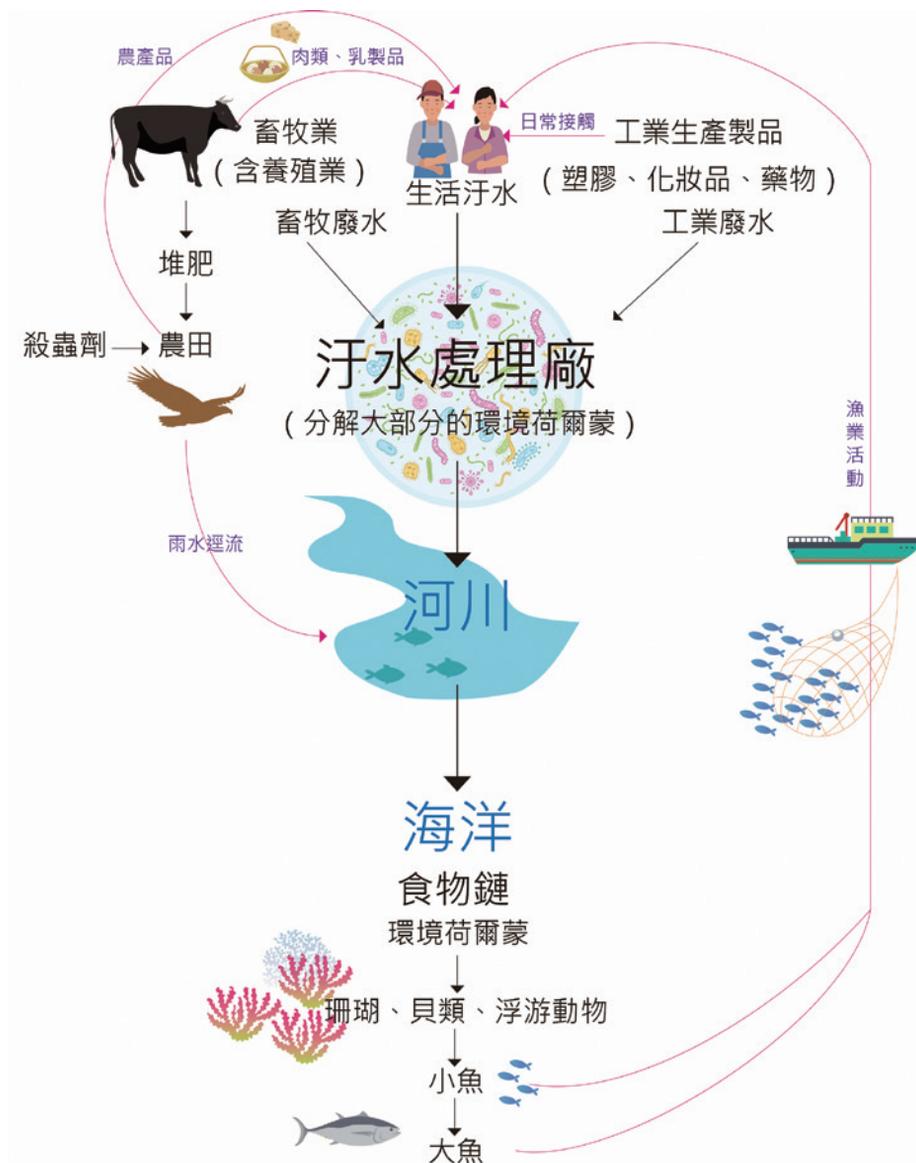
## ——細菌是解決環境荷爾蒙的一線生機？

江殷儒

### 環境荷爾蒙是文明生活的代價

美國海洋生物學家瑞秋卡森（Rachel Carson）於1962年出版了科普書《寂靜的春天》，生動地描述殺蟲劑濫用對環境生態的巨大衝擊，以及對公眾健康的潛在影響。大眾驚覺，以含氯殺蟲劑DDT為首的內分泌干擾素（endocrine disruptors，更為通俗的名稱為環境荷爾蒙）正在無聲無息地影響鳥類等野生動物的發育與生殖，乃至可能造成族群滅絕。數十年間科學發展快速，研究技術多樣化與分析儀器靈敏度的精進。時至今日，科學界對環境荷爾蒙的種類、作用機制與最低作用濃度，已經有較深入的了解。

已知的環境荷爾蒙種類高達數十種，普遍出現在食物與日常用品之中，包括塑膠製品、醫藥用品、化妝品。這些人造的化學分子，不只是影響到野生動物；透過生態系統與食物鏈，最終還會進入到人體內，甚至影響到我們的後代（圖一）。最顯而易見的例子就是環境中的荷爾蒙，

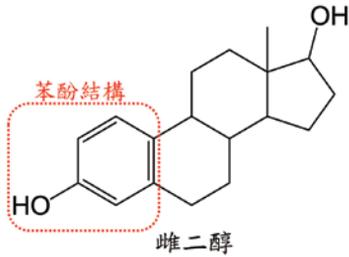


圖一、環境荷爾蒙在生態系統中的循環與其對人類及野生動物的影響。

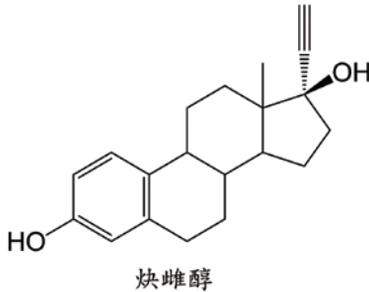
會影響個體的發育與族群的性別比。例如臺灣早期的烏魚養殖，使用雌激素等化學物質，能誘導稚魚雌性化，並促進卵巢發育。

多細胞動物，包括人類、魚類、兩生類、鳥類及哺乳類等脊椎動物，以及海洋裡的珊瑚、海綿及昆蟲等無脊椎動物。這些動物要在生理上維持恆定的狀態，有賴內分泌系統的正常運作。內分泌系統由分泌荷爾蒙的無導管腺體（內分泌腺）所組成。荷爾蒙是一系列的化學傳導物質，自腺體分泌出來後，藉由體液進入血液，經由循環系統運送到目標器官。目標器官的細胞內有特定的接受器，荷爾蒙與接受器發生專一性的結合，就像一支鑰匙只能開一個特定的鎖一樣。然而，荷爾蒙與接受器結合的專一程度並不如我們想像中的高。自然或人造的化學物質，只要結構類似動物的荷爾蒙，就可能與細胞的荷爾蒙接受器結合（就像門鎖被外人打開），擾亂內分泌系統的運作。

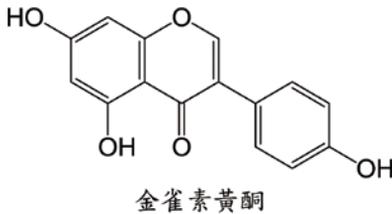
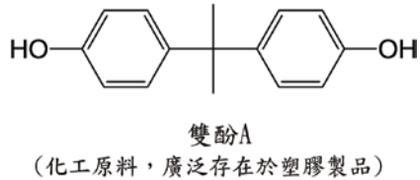
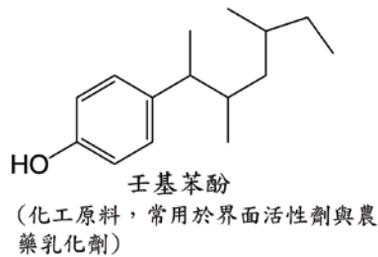
環境荷爾蒙就像是持著萬能鎖或複製鑰匙，企圖開鎖闖空門的盜賊。以研究最多的雌激素接收器為例，這個接收器可以辨認人體及動物體內生成的雌激素的苯酚結構（請參見圖二）。不過這個接收器也能與任何帶有苯酚的結構產生不同程度的結合，啟動後續的生理變化。帶有苯酚結構的常見化合物包括避孕藥、多種殺蟲劑、石油衍生物、塑化劑、以及令人聞之色變的工業污染物雙酚A及多氯聯苯；甚至是植物自然生成的類黃酮（圖二）。現代文明便利快速的生活方式，導致我們的日常生活中充斥各類塑



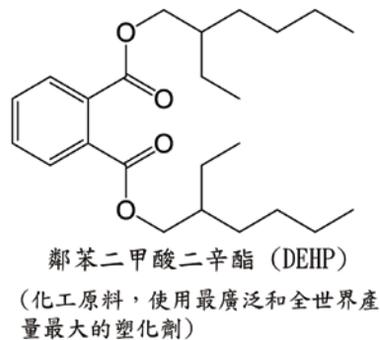
(人畜產生的自然雌激素，可能隨糞尿排放於環境中)



(人造雌激素，避孕藥的主要成分，是已知雌激素活性最強的化合物。相當不易被微生物分解，常見於環境中)



(植物自然生成的一種大豆異黃酮，亦具有雌激素活性。主要是存在大豆等植物性食品之中)



圖二、具有雌激素活性的常見環境荷爾蒙。這些人造或自然生成的化學物質都具有苯酚或類似結構。

膠製品、化妝品、藥品以及工業汙染。人類與野生動物接觸到人造苯酚類化合物的機會因此大增。

## 無聲無息的游擊戰

人或動物知道自己面對明確且強大的威脅，包括各種災害、戰爭、致死的毒物時，自然懂得趨吉避凶。環境荷爾蒙的險惡之處，在於其環境濃度不高、影響又是緩慢而細微，有如溫水煮青蛙般造成傷害，導致我們深受其害而不自知。動物的內分泌系統是一套極其靈敏精巧的設計，只要極細微的荷爾蒙濃度變化，就足以造成生理的巨大改變，且影響層面廣泛。

流行病學的研究顯示，內分泌異常、不孕症、多種癌症（如乳癌與前列腺癌）及代謝異常（如糖尿病與肥胖），乃至過動症等學習障礙，似乎與人類長期接觸環境荷爾蒙有關。這些化學物質主要經由食物與容器進入人體。在食物方面，由於環境荷爾蒙多具有脂溶性的苯酚結構化合物，易累積於家禽家畜的脂肪及乳製品之中。海洋中的環境荷爾蒙則會透過食物鏈，累積於魚類及貝類。在容器方面，錯誤的使用塑膠容器，例如過度高溫，或使用品質不合格的塑膠容器裝盛食品，則極易吸收雙酚 A 及塑化劑。因此，應該維持食物多樣化，避免攝取過多動物脂肪，以及謹慎使用塑膠製品。另外，做好資源回收，減少廢棄的塑膠製品與藥品流入環境而造成污染。這些都是家

庭及個人力所能及，可以降低人類及野生動物受到環境荷爾蒙威脅的有效做法。那大量的工業廢水與生活污水中的環境荷爾蒙，又該如何處理？

## 汙水處理廠是阻擋環境荷爾蒙的第一道防線

陳澄波畫筆下的淡水，總是那樣詩意盎然。那櫛比鱗次的紅瓦片，熱情地一路延伸到淡水河畔；那被夕照烘映的河面上，滿是各式行進中的船隻。然而，二十年前，當我讀大學時，經常跟實驗室成員租用漁家的排筏，沿著淡水河採樣。河水髒臭難聞，河面上不時飄過動物屍體。如今沿著河濱慢跑及騎自行車蔚為時尚，甚至許多年輕世代會認為這是理所當然的休閒娛樂。大家可曾想過，臺北市與新北市的人口逐年增加，都市廢水日增，淡水河為何反而變得澄澈可親？這得歸功於汙染源頭的有效控制以及迪化汙水廠的設置與維運（圖三）。

人造的化學物質，一旦被製造並釋放到環境後，會歷經漫長的裂解過程，持續而深遠的影響地球環境。被釋放到環境中部分種類的环境荷爾蒙，最後可能被消滅的途徑包括：物理降解（例如光與熱）、化學降解、生物降解。其中生物降解是最主要的降解機制，也就是細菌及真菌等微生物，會將環境荷爾蒙當作食物吃掉。



圖三、我們在迪化汙水處理廠進行採樣工作。臺北市民每日製造的生活汙水，包含多種的環境荷爾蒙，在此處進行生物處理後，再排放於淡水河中。數以億兆計的微生物勞工，正努力在這些汙水槽中工作著。

大量的環境荷爾蒙存在於工業廢水以及生活汙水之中。在已開發國家包括臺灣，都市下水道接管率很高。工業廢水及生活汙水都會被下水道系統導引到汙水處理廠，使用物理、化學及生物方法去除水中的有機污染物之後，再將相對安全乾淨的水排放到淡水河中。根據我們的研究，大多數（90~99%）的環境荷爾蒙都可以有效地在迪化汙水處理廠中被微生物所分解。如果你有機會來到迪化汙水處理廠，將可以發現數十個依序連接、井然有序的曝氣

池與厭氧池，其內棲息著種類多樣且數目繁多的微生物。污水處理廠裡解決汙染物所依賴的是數以億兆計的微生物勞工，包括細菌、古菌、真菌、藻類與原生動物。

## 揭開污水處理的勞動黑幕

雖然環境荷爾蒙多為人造結構，出現在地球上的時間很短，對大部分的生物而言顯得陌生，而無法有效地加以分解。但總是有一些應變能力很快的微生物，使用令人驚異的酵素與生化策略，獨享其他生物所無法利用的碳源與能源。這些專門利用環境荷爾蒙作為食物的微生物，平常在污水中的存在數量並不多，且不同的細菌會偏愛特定種類的環境荷爾蒙。一旦特定的環境荷爾蒙在污水中的濃度突然增加，對應的降解細菌的數量也會在幾天內迅速提升，顯示牠們透過分解消化這些環境荷爾蒙而快速生長。多虧這些多樣而勤奮的細菌勞工辛勤地日夜工作，才能幫人類對付各式各樣的環境荷爾蒙。在人口稠密的都會區與排放大量有毒汙染物的工業區，污水處理廠因此成為第一道也是最主要的防線，讓河川海洋中的動物，乃至食物鏈頂端的消費者（人類）免於受到環境荷爾蒙的強烈威脅。

## 迎向更好的城市未來—環境工程與微生物生態研究攜手共進

環境工程學家善於進行通量運算與微量分析，進而計算出汗水處理的功效。然而，典型的環境工程研究，將這些迷你勞工的種類、數目與功能，視為渺不可知的黑盒子。僅能憑藉經驗法則、水質理化分析及運氣，來維持汗水處理廠的功能。憑藉現代分子生物技術，微生物生態學家已經能夠初步辨識這些迷你勞工的身份、工作項目與績效。典型微生物研究的第一步，也是最重要的一步，是分離純化出能降解環境荷爾蒙的細菌菌株（圖四）。微生物學家會分析其親緣種類與生理特徵；進而分析涉及的降解基因與酵素，以及代謝途徑。這些資訊將可提供改善汗水處理廠運作的效能，也能被環境工程學家用來尋求提高環境荷爾蒙降解效率的方法。



圖四、我們自迪化汙水處理廠的曝氣池內，所純化出來的一株雌激素降解菌。雌激素難容於水，因此會在洋菜膠培養基中會呈現白霧狀。菌落周圍的透明區塊，顯示雌激素已被細菌清除。

必須強調的是，現階段的生物處理仍未完善。微生物並不能有效地分解所有的環境荷爾蒙。因為，微生物需自外界吸收環境荷爾蒙至細胞內累積，才足以將其代謝掉，而環境荷爾蒙濃度越低則吸收效率越差。所以，仍有少量的環境荷爾蒙會躲過汙水處理廠中微生物的分解，釋放到河川及海洋中（圖五），透過食物鏈的累積與濃縮，為害長期而深遠。再者，隨著人工合成的化學物質日新月異，若不在生產源頭及消費端管制人造環境賀爾蒙的製造與使用，尤其是毒性極高或極難被微生物分解的種類，人類還是可能深受其害，甚至自取滅亡。



圖五、臺灣的主要河川（例如圖片中的淡水河口）的水體與底泥，常常可以偵測到雌激素及塑化劑等備受關注的環境荷爾蒙。這些鄰近城市都會的受污染環境因此成為研究微生物降解活動的重要研究樣區。

## 後記

我在這些微小而不起眼的單細胞生物身上，屢屢見識到牠們在代謝能力上的靈巧、多樣與偉大。微生物在生態系的功能，乃至對人類生活的影響，仍然亟待我們去研究。在茫然無知與好奇心旺盛這兩點，我們與兩百年前的博物學家並無二致。

## 作者簡介



### 江殷儒

中央研究院生物多樣性研究中心副研究員，德國弗萊堡大學微生物學博士，專長為微生物代謝多樣性。

我們不可能充分了解一個生態系統，如果對於系統內的微生物種類與功能一無所知！我的研究興趣是發現這個地球上尚不為人所知的新型微生物代謝途徑，並探究這樣的微生物代謝行為如何影響我們的環境與生活。

# 深藏不露

## ——發酵發光的臺灣真菌

柯惠棉、蔡怡陞

真菌，包括釀酒需要的酵母菌、一些料理不可缺的香菇、及森林會出現的發光菇等，是無奇不有、無所不在又跟人的生活及文化息息相關。所以真菌學家的研究範圍包山包海，是興趣及專業上最多樣的一群人了。在中研院生物多樣性研究中心裡的真核微生物基因體學實驗室，正在用不同方法分離並觀察不同環境下真菌物種的奧秘跟演化。在這篇文章，我們會介紹實驗室真菌兩種有趣現象的研究：發酵及發光。這兩個看似迥異的型態，都是許多真菌為了在自然界生存而演化出的特性。英文裡的culture同時具有培養與文化之意—希望藉由研究微生物多樣性的同時，可以追尋人類在自然界留下的生存軌跡。

### 釀酒酵母跟人類情訂終身前的故事

發酵的英文Fermentation，來自於拉丁文的fervere，也是沸騰之意。每個人對於發酵的印象可能不盡相同：或許是家中廚房大大小小、正在冒泡的瓶瓶罐罐；或許是某家

名店販售的美味麵包，甚至是一對曖昧小倆口間的微妙情感變化（發酵）。而對於正在研究微生物的工作者來說，發酵則是：白天看著實驗室的培養罐冒著泡泡，晚上則看著自製的啤酒冒著泡泡。

生物學家定義發酵為厭氧代謝。在不同自然環境來說，它是微生物在艱困無氧的狀態下利用有機質產生自己需要的能量。在某些機運中，人類在不同時間點發現、利用這種轉化的能力來加工食材。最普遍也最受歡迎的發酵品——酒，在各種文化裡扮演著重要的角色。現在我們已經知道發酵的原理，並分離出一些特定的微生物讓它們在少氧的環境中代謝。人類將這些微生物取名為酵母（圖一），英文Yeast的來源為「泡泡」的意思。這些酵母菌根據後來的研究，主要是不同來源的真菌。這其中最具代表性的菌就是釀酒酵母（brewer's yeast；學名*Saccharomyces cerevisiae*；取義為來自於酒裡的糖菌）。釀酒酵母也叫麵包酵母（baker's yeast），在諸多的發酵食物中，例如麵包或是咖啡豆都少不了它。

正因為它與人類生活關係密切，在現代分子生物學裡，也是研究最多的模式物種之一。科學家開始知道釀酒酵母裡面有6000多個基因，也開始在實驗室內用不同條件控制誘發及研究出每一個基因的功能。但緊接著，幾個更大的疑問陸續被提出：釀酒酵母到底從哪裡來？我們人類又對它扮演著什麼樣的角色？對一些遺傳學或微生物生態學家來說，這些是很迷人的問題。在2005年，遺傳學家



圖一：兩種酵母菌的外觀。左邊為顯微鏡（100 x）所呈現的細胞模樣，右邊為肉眼觀察到培養基上的聚落模樣。  
（圖片來源：李佳燁）

Justin Fay 利用定序五個基因的片段，比較了從不同人為環境，譬如葡萄酒莊周邊，以及較少被人類干擾的環境所收集到的釀酒酵母，彼此之間存在基因差異性。這項研究首次定義出81株釀酒酵母演化樹。其結果顯示：原始譜系都是源自於較為自然的環境。以族群來說，從自然環境所收集到的酵母菌菌株，其遺傳差異性較大；從人為環境所收

集到的酵母菌之間的遺傳差異性則很少。這是首次從遺傳資料提出了人類馴化微生物的證據——人類藉由大規模的農耕，創造出單一環境下的農產品，而釀酒酵母也一次次的被利用、被篩選成單一或少數幾種最容易應用於釀酒或製作麵包的菌株。

最近在基因體定序及分析技術日益價廉而精進的過程中，科學家又重新追尋人類與釀酒酵母的這段歷史。在2009年，由酵母菌學家Gianni Liti 所領導的一個團隊（筆者也參與其中）定序且發表了超過70種酵母菌基因體。這代表著我們可以辨識一個物種不同個體在基因體層級的差異。令人驚訝地，與人類文化密切相關的釀酒酵母菌株並非源自單一共同祖先，而是至少來自五個族群（馬來西亞、西非、東亞、北美、歐洲）。這代表人類在歷史的不同時間點上，從各種不同來源的發酵食物馴化出釀酒酵母品種。跟野生酵母菌相較之下，釀酒酵母菌株的族群結構非常複雜。以致於上述的北美釀酒酵母菌株跟其他四種地區的族群彼此之間，共同分享基因的多樣性。這反映了成千上萬年以來，人類會傳播釀酒酵母到不同地方，並共同演化出現代的釀酒酵母菌。

如果說釀酒酵母是透過動植物、尤其是人類而傳播，那它最原本的發源地是在哪裡呢？之前同一個團隊在跟中國科學院白逢彥研究員的團隊在2018年分別從全世界或是從中國各地分離了1,011跟266株釀酒酵母，發現其中至少有10個譜系（lineage）的基因多樣性，遠高於已知所有被

定序的菌株。尤其是在前者研究中，臺灣分離到的菌株是目前已知基因多樣性最高的族群！這代表著釀酒酵母的發源地很可能就在東亞，而這也跟考古證據裡的發現不謀而合：最早的發酵飲料出現在約西元前7000年（仰韶文化之前）的中國。

基於工業及商業上的需要，現代大部分的麵包店或是酒廠所使用的釀酒酵母，是經過無數次的反覆培養及篩選而來的（需符合發酵能力穩定且適應商業發酵桶的環境）。若欲自行釀酒，也可以從特定的經銷商購得商業化培養的釀酒酵母。優質的酵母可大幅減少發酵失敗的可能性，諸如黴菌污染、食物腐敗，也更容易調控發酵環境的溫度及濕度條件。然而，這也意味著，我們已經逐漸喪失了從自然發酵環境中篩選菌株的創造力。一個突破此困境的方向，是重新找尋新的釀酒酵母。它們常見於不同環境中：土壤、植物樹皮、落葉、動物（包括人類）的腸道等。酵母菌在自然界，憑藉著能屈能伸的本領繁衍。但是釀酒酵母是如何渡過寒冷的冬天呢？在歐洲，夏天成熟的葡萄會發酵，是透過果皮上的釀酒酵母代謝並繁殖所造成。而一些昆蟲如造紙胡蜂（*Polistes dominula*）會覓食這些果實並順便把這些酵母吃進去，所以胡蜂的腸道也變成釀酒酵母的長期住所之一，這也讓釀酒酵母的多樣性可以穩定的傳承下去。

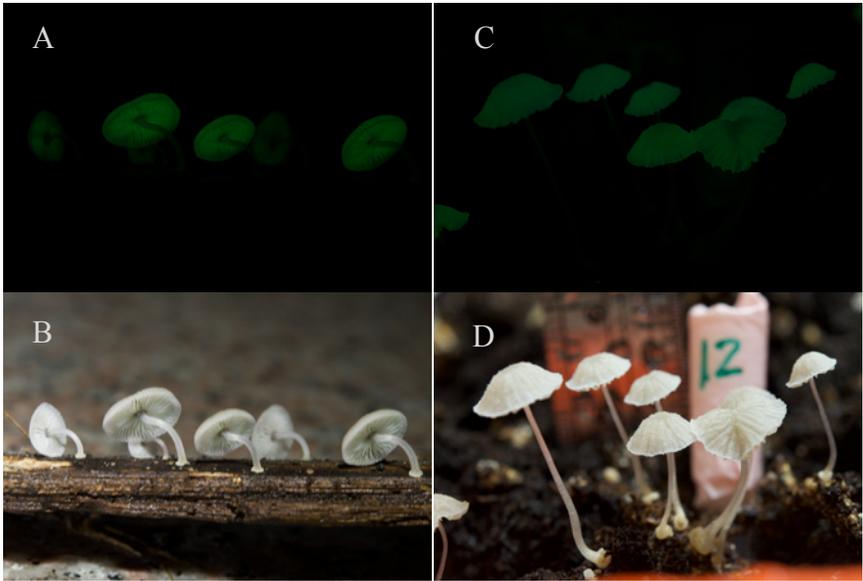
位於酵母菌起源地區內的臺灣，在自然生態環境中存有什麼樣的釀酒酵母？歷史上曾出現過哪些傳統發酵法？

哪些傳統發酵法被傳承了下來？這些都尚待我們系統性地去挖掘和揭示。

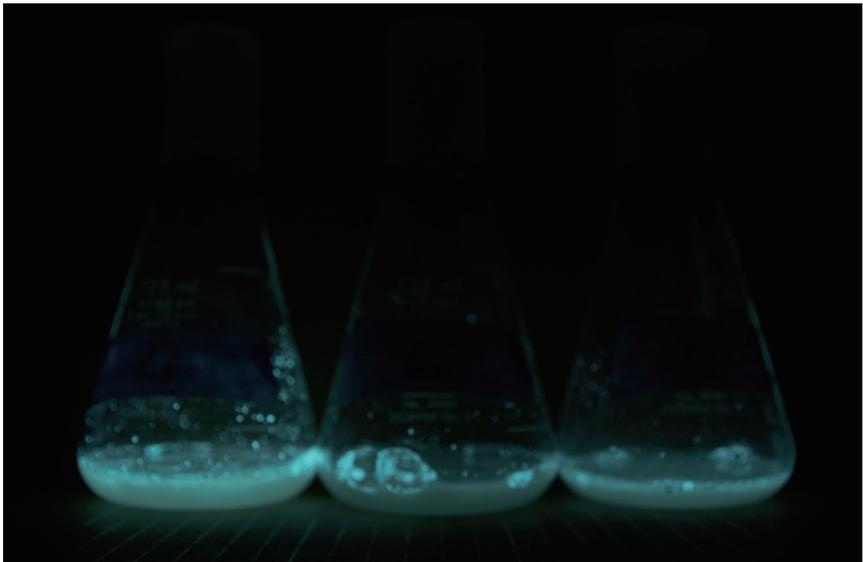
## 夜光派對—星夜叢林裡華麗隱身的發光蕈

為人熟知的真菌，除了食用菌（如酵母菌、香菇、靈芝）以及病原菌（例如黴菌、造成香蕉黃葉病的尖孢镰刀菌等）之外，尚有夜晚可供觀賞的發光蕈。跟螢火蟲一樣，發光蕈同樣是散放冷光（bioluminescence）的生物。雖然有時候被稱為螢光蕈，但有別於螢光（fluorescence）需要激發光能，冷光是由生物體內化學反應產生的光能。簡單來說，參與發光的過程是一種稱為冷光素酶（luciferase）的蛋白氧化了一種稱為冷光素（luciferin）的化學分子，反應過程中產生的能量以光的形式釋放。

除了發光蕈（圖二），能夠產生冷光的生物，從陸地上的螢火蟲、叩頭蟲，到海洋中的弧菌屬（圖三）以及雙鞭毛蟲門，甚至磷蝦都演化出冷光系統。冷光素酶與冷光素產生冷光，似乎是一個很簡單的化學反應，但冷光素酶與冷光素只是一個統稱。不同物種的冷光素酶蛋白質序列並不一樣，參與的冷光素也不同（圖三）。有別於螢火蟲的冷光素以及冷光素酶早在1968年與1978年由科學家所解開，真菌的冷光素直到2015年才為人們所知，而第一個真菌冷光素酶的序列甚至是在2018年底才被解開。除此之外，產生的光波長在不同物種有些許不同，例如發光真菌



圖二、發光小菇 (*Mycena chlorophos* ; A和B) 及墾丁小菇 (*Mycena kentingensis* ; C和D) 展現淡綠色冷光的現象。(圖片來源：柯惠棉)



圖三、在錐形瓶裡面液態培養中的海洋弧菌屬 *Vibrio* 也展現散發冷光的現象。(圖片來源：柯惠棉)

大多是520-530 nm波長的綠光，細菌大約是490 nm，螢火蟲不同物種的波長從綠光到黃綠光（538-570 nm）都有。

發光蕈是什麼時候被發現的呢？古希臘哲學家亞里斯多德（Aristotle）以及古羅馬作家老普林尼（Pliny the Elder）曾經敘述過發光的木頭。但對當時的他們而言，看到發光的木頭是一種既夢幻又神秘的事情。直到了1954年，奧地利化學家 Johann Florian Heller 才首先確認了木頭發光的原因是裡頭真菌菌絲的傑作。

真菌界分類複雜，較為人所知的主要分為接合菌、子囊菌門（如釀酒酵母）跟擔子菌門。在十萬多種已知的真菌中，只有大約七十幾種具有發光特性，而且都是屬於擔子菌門中的傘菌目（Agaricales）。包括*Omphalotus* lineage當中的12個物種、*Armillaria* lineage裡面的10個物種，以及*Mycenoid* lineage裡面超過50個物種都會發光。至於這些發光的真菌，是不是來自相同祖先？至今仍是一個未解之謎。是否這些發光的真菌是源自於同一個祖先演化出來的，經過一段時間後，部分真菌物種喪失了發光的特性？抑或是這些真菌原本各自演化，但為了某種功能都演化出類似的發光系統？奇妙的是，不同物種發光的部位，不盡相同。譬如*Armillaria mellea*在生活史中只有菌絲體會發光，但是形成子實體之後並無。但是在臺灣常見的「發光小菇 *Mycena chlorophos*」則在菌絲體及子實體的蕈傘與蕈褶皆會發光，但蕈柄則較弱（圖二）。

由於發光小菇在臺灣的普遍性，目前臺灣發光小菇的採集記錄甚多，分佈在臺灣各地的枯竹上，這也是在日本常見的物種。這類發光蕈屬*Mycena*的物種，由於他們長成蕈狀的樣子，需要高溫高濕的環境，經常在5-9月下過雨的嘉義阿里山、新化國家植物園、屏東墾丁的竹林都可發現他們的蹤跡。而另一種「墾丁小菇*Mycena kentingensis*」數量則較少，在2014年才在臺灣南部的墾丁被發現，是其他國家沒有發現過的新物種！通常都會在夏季時，長在枯相思樹上，而非竹子。

至於其他的物種，由於種類繁多（全世界大約有五百多種），在真菌中的型態鑑定是有名的困難。近幾年高孝偉教授研究團隊根據型態及分子方法鑑定出臺灣新種晶瑩小菇（*Mycena jingyinga*）、鹿谷小菇（*Mycena luguensis*）及維納斯小菇（*Mycena venus*）。此外，我們實驗室利用了定序發光真菌全基因體的方式，致力於研究發光真菌的演化。取出亮與微弱或不亮的組織RNA，比較其轉錄體，找出表現程度不同的基因，來預測可能參與發光的機制。在其他國家則有不同的發光蕈，例如巴西常見的一種屬於臍菇屬（*Neonothopanus*）的真菌，直徑可以達九公分，亮度是發光真菌中較亮的。

既然提到了發光蕈演化的過程可能跟功能有關，接下來我們便想問：為何真菌要發光？為誰發光？生物做出一些吸引注意的特殊行為，目的就是要吸引異性，增加繁衍下一代的機會。那真菌發光的原因是否也跟這件事情有關

呢？

真菌為何發光？科學家目前提出的其中一個假說便是：發亮的子實體可以吸引昆蟲啃食並幫忙散播孢子。這個假說由科學家在巴西椰林中做了一個實驗來驗證。19個像蕈類形狀的假蕈，黏附在發出530 nm波長的LED燈上，模擬野生的*Neonothopanus gardneri*（屬於前述的*Omphalotus lineage*其中一員）所發出的光。對照組則是將另外19個假蕈所黏附的LED燈關掉。就這樣連續觀察五個夜晚。實驗的結果顯示，有LED燈照的假蕈吸引了六隻鞘翅目（對照組為零），17隻雙翅目（對照組為四）。發光真菌多生長在森林樹冠下，這裡鮮少有流動的風，藉由發光吸引昆蟲散播孢子，是個聰明的繁殖策略。雖然有以上的實驗佐證，但其他發光真菌物種是否也是為了吸引昆蟲而發光呢？畢竟有些發光蕈只有在無性世代的菌絲會發亮。所以其他物種發光原因仍有待釐清。

雖然發光蕈的演化及機制已有相當進展，但若能進一步探討，可望發掘出突破性的發現。例如應用於工業生產，開發出更亮更多顏色的冷光。相對於日光燈，冷光屬於很微弱的光，但是藉由基因工程，把冷光素酶蛋白表現在其他生物細胞內，讓生物持續製造此類的蛋白來增加亮度。再者，就尖端科技技術應用上，以冷光當作標記，不需激發就可偵測到光，因而能夠觀察活體細胞或是藉由冷光素酶接在啟動子後面，用於偵測轉錄的程度。此外，俄國的科學家，也開始利用改變冷光素的結構，與冷光素酶

反應之後，發出不同波長的光，讓發展生物冷光的應用更為廣泛。

多樣且複雜的真菌仍舊有許多未解之謎，藉由釀酒酵母的地理分佈及族群演化史，以及發光蕈的生態棲位及機制研究，期望更了解微生物在環境中扮演的重要角色，以及開發在改善人類生活的應用價值。

## 後記

沉酣於探索微生物在地球上的活動歷史，驚覺紛紛擾擾的世事，在演化的時間軸上，其實是如此渺小。

## 作者簡介



### 柯惠棉

中央研究院生物多樣性研究中心博士後研究學者。國立中興大學與中央研究院之微生物基因體學程博士。研究興趣為了解發光細菌及真菌在環境中如何求生。



### 蔡怡陞

中央研究院生物多樣性研究中心副研究員，英國帝國理工學院博士，三個小孩的爸。專長為遺傳及微生物基因體學跟洗奶瓶。喜歡臺灣的人、事、物，在實驗室角落研究並追尋迷人的微生物演化史。

# 竭「海」而漁

## ——預見水母大爆發

町田龍二、林秀瑾、羅文增

國人嗜食的涼拌海蜇皮，是由海洋中的水母加工製成。我們享受水母的美味，而許多魚類及海龜也愛好此味。目前全球許多水域皆有水母大量增加的爆發紀錄，基於食用的觀點，水母數量的大爆發似乎是可喜的。但整體來說，卻會帶給人類許多負面的衝擊，隨之而來的是一連串經濟及生態上的損失及危害，包含沙灘遊客的減少、泳客的傷亡、漁網的損害、漁獲的參雜、養殖魚類的死亡，以及阻塞沿岸電廠入水道進而衍生運轉中止的危機。某些海洋經濟物種，也會因為與水母競爭食物，或是被水母獵食而數量銳減。

為什麼水母會大爆發？有沒有可以預防的方法？至今爆發確切的原因仍未知，且難以從複雜的因素中抽絲剝繭。本文透過已發表的科學數據討論及推測可能的原因，大致可歸納出以下五點：(1)過漁、(2)轉置（外來種入侵）、(3)優養化、(4)棲地改變、(5)氣候變遷。生存在全球海域中的水母有相當多的種類，本文不針對特定物種，而是廣泛討論隸屬於刺絲胞動物門（Cnidaria）及櫛水母動物



門（Ctenophora）的種類，亦即擁有透明膠狀身體的海洋大型動物。

## 過漁

包括水母及魚類在內的水生動物都會攝食、成長、繁殖，也會被其他動物所獵食，或因為其他因素而死亡。當成長繁殖速率高於被捕食或死亡時，該動物的個體大小及族群數量皆會增加。在海洋生態系中，水母及魚類在這些面向上彼此競爭。其中一個原因是，兩者主要的食物來源



皆為浮游動物，若是水母吃了大多數的浮游動物，則分給魚的部份自然就減少了，且水母長得又大又多。另外，許多水母會攝食魚卵及仔魚，有些魚類則攝食成體或是亞成體（幼小個體）的水母。因此，當人類持續過度捕撈海中的魚類時，水母的相對數量將升高，仔稚魚被水母獵食的機率也隨之升高。根據以上的理論，魚類的族群數量勢必將每況愈下，但水母卻可能蓬勃發展。

水母稱霸海洋的景象，將很有可能發生在魚類種數較少的區域。當魚種數量夠多，且有些魚種能幸運躲避人類的捕撈，便可持續在自然界中與水母競爭，可望改善水母稱霸的景象。

## 轉置（外來種入侵）

人類在無意間將海洋生物釋放到其他非原生的水域，這樣的轉置可能造成災難性的衝擊。一個廣為人知的例子為*Mnemiopsis*類的櫛水母，牠們隨著船舶的壓艙水轉置釋放到黑海，此時的黑海恰巧因為過漁而騰出了一些生態區位。櫛水母的族群便有機會趁勢爆發，進而稱霸了整個生態系，徹底改變了黑海的生態系結構。最近此類櫛水母也被轉置到裏海、波羅的海、北海，這是因為人類活動而導致水母大爆發最確切的證據之一。

## 優養化

未處理過的廢水或是農田施用過多的肥料排放到海洋中，會造成沿近海域的優養化。在這些海域，浮游植物的生長超出浮游動物所能攝食的量，導致浮游植物大量滋生，在水體累積大量的有機質。浮游植物死亡分解時，會大量消耗水中的溶氧，造就低氧的環境。多數的魚類無法忍受這樣低氧的環境，但水母就不同了，牠們對低氧的承受度較高，甚至能在這樣低氧的環境繁殖下一代。自1960年起，全球低氧死亡區的海域倍增，這也是為何水母數量增加的原因之一。

## 棲地改變

水母幼小的個體需要附著在物體的表面，藉此生長茁壯。因此，我們時常能在沿岸人造的漂浮物及建物表面上觀察到牠們的蹤跡。其實人類所製造許多海洋中的設施，都提供了水螅體附著生長的極佳介質，包含廢棄的船舶、魚類養殖平台、定置網、海上浮台、浮球等。隨著沿岸的人造設施持續增加，可能幫助水母族群的生長茁壯。

## 氣候變遷

全球氣溫持續上升，這樣的現象也反應在海洋環境中。水母螫人的事件多發生在海水溫暖的夏天，隨著海水逐漸暖化，這些螫人的事件的季節將會來得更早、也持續得更為長久，情況也會更為嚴重。暖化也可能會擴展水母現有的分布範圍，僧帽水母（*Physalia physalis*）及箱水母（Cubozoa）這些高毒性的水母，原本僅出現在熱帶海域中，但若海洋繼續暖化，牠們可能會入侵到亞熱帶，甚至是溫帶海域，讓民眾越來越害怕從事海上活動。

以上列舉出的各項因素並非單獨的影響，它們很可能有共同加成的作用進而促進水母數量爆發，也因為這個複雜的本質，讓科學家難以界定出確切的原因。

我們如何預防水母的大爆發呢？

我們應該停止吃魚嗎？人們喜歡吃魚，魚富含的營養能帶給我們健康。但是，就如上面所說，過度捕撈魚類可能會促成水母的爆發，所以我們該減少或是停止吃魚嗎？合理的答案是：吃魚應該是沒問題的。因為過去的科學報告已經告訴我們水母爆發通常發生在魚類多樣性較低的地方，在這些例子中，捕撈的目標魚種恰巧是生態系中最優勢的物種。所以這些魚類一旦被大量捕撈，這地區大多數的魚都將消失。但是在臺灣周遭海域，魚類多樣性相當地高，除了捕撈的目標魚種外，其他的物種很有可能肩負起與水母抗衡的角色。不過還是要提醒大家，全球的漁獲量有逐年下降的趨勢，因此選擇適當的食用物種是很重要的（可以參照中央研究院發表的海鮮指南）。

我們該如何預防海洋生物的轉置（外來種入侵）？食用在地食材是一個減少船舶運輸的方法，藉此可減少透過壓艙水而被轉置的外來種海洋生物。另一件你我都該保證做到的，就是不要讓家中水族缸裡的魚流放到我們周遭的水域中。你或許不相信，但越來越多外來種入侵的例子都是從水族缸或是養殖池，在不論是有意或是無意的情況下流出去的。一個最有名的例子即是原生於印度西太平洋的獅子魚，現在是美國大西洋沿岸最頭痛的入侵種，影響當地的生態平衡，已有許多科學研究推論其來源是一般家中的水族缸。

我們該如何預防海洋的優養化？請確認你所在社區所排放的廢水會經過妥善的處理，如果你的家人或者朋友從

事農務，也請告訴他們過度施肥與當地水母爆發的關係。

我們該如何預防水母棲地的增加？如果你的家人或者朋友從事漁業或海事工作，請告訴他們沿岸海域的人造設施可能會提供水母水螅體附著的介質，進而促成水母的爆發。定期移除水螅體，或是選擇不被水螅體所青睞的材質將有所幫助。

我們該如何預防氣候變遷？雖然我們還是得吃、使用交通工具、吹冷氣、使用手機，這些日常行為都直接或間接地造成氣候變遷，但只要我們能覺察並調整生活型態，可望能降低這些衝擊。

以上這些分析及推論都是根據有限的資料所陳述的，關於水母爆發的機制我們也予以簡化了。希望各位讀者依舊多到海邊走走，留心周遭水域生態系正在發生的變化，持續關注水母爆發的新聞。更重要的，是儘早執行以上的措施，預防水母大爆發所造成不可逆的災難。從現在起，我們也多吃些水母吧！

## 後記

說到海洋生物，相信大多數的人都希望數量是越多越好吧！那水母呢？如果海灘、堤防、湖泊中都能看得到大量的水母，這樣真的好嗎？這篇文章希望能讓讀者了解水母正在大爆發的事實，並正視可能造成的生態危機。

## 作者簡介



### 町田龍二

中央研究院生物多樣性研究中心副研究員，日本東京大學博士。專長為海洋分子生態學、海洋後生動物巨基因體學、演化生態學等。研究範圍涵蓋海洋無脊椎動物、浮游生物等。



### 林秀瑾

國立中山大學海洋生物科技暨資源學系副教授，美國加州大學聖地牙哥分校史克里普斯海洋中心博士，專長為海洋生物之分子演化及生態。研究生物涵蓋文昌魚、藤壺、原生生物、魚類等。



### 羅文增

國立中山大學海洋生物科技暨資源學系教授，美國德州農工大學博士，專長為海洋浮游動物學及生物海洋學。主要研究範圍涵蓋海洋浮游動物及海洋生態保育與環境評估。曾受中華郵政邀請，規劃發行臺灣海洋水母郵票並獲年度票選第一名。

# 傲視群雄

## ——藤壺特異的生殖器官

陳國勤

動物的交配方法受其生活模式所影響而變化萬千。行動能力強的哺乳類生物因雌雄相遇的機會高，大多進行體內受精。在無脊椎動物中，有很多生物為底棲生活而行動力極低，雌雄可相遇之機會極微。例如文蛤長期生活在泥沙中，根本不可能尋求可交配的對象，在此生活條件下，文蛤會把精子及卵子排放在水中，讓精子和卵子在水中結合成浮游的胚胎。藤壺則是一種成體不能移動，以濾食海洋浮游生物為生的甲殼類生物。牠們有像蝦一般的身體，居住在自己製造的殼內，身體具有六對蔓足。在分類系統上，藤壺是甲殼亞門中之顎足綱的蔓足亞綱。藤壺為固著的生物，他們的基底用藤壺膠牢牢地貼在岩石上而不能移動，他們是怎麼進行交配呢？

可能你會問，藤壺是否會像文蛤一樣，把精子和卵子排放入水中，使兩者於水中結合呢？答案是不。因為藤壺生長在水流湍急的地方，倘若牠們把精子和卵子放在水中，卵子不易和精子相遇，也會因被水流沖散而難以結合。藤壺大部分品種是雌雄同體，一個個體中兼有陰莖

及卵巢。但藤壺會在不同時期長成雄性或雌性。當藤壺是雄性的時候，他們會把陰莖伸出殼外，去探索當時為雌性的個體，並將陰莖伸入其殼中釋放精子使卵子受精。因藤壺無法移動，他們的陰莖的長度可達身體長度的數十倍，如此才可搜尋到位在附近的雌性個體與其交配。以體型的比例而論，藤壺是在動物界中陰莖最長之生物。藤壺在海洋環境中無所不在，牠們的蹤影遍及潮間帶、珊瑚礁、淺海、深海，甚至海龜與鯨魚身上。在岩石之高潮區，我們可發現有體型小小的小藤壺（*Chthamalus*屬），在中潮區可找到笠藤壺（*Tetraclita*屬），在低潮區可看見巨藤壺（*Megabalanus*）。在紅樹林之樹幹上可看見白脊管藤壺（*Fistulobalanus*），在珊瑚中，有共生的塔藤壺科，在螃蟹和海龜身上，常可見到龜藤壺（*Chelonibia*），在海豚身上可看見*Xenobalanus*，在鯨魚的身上或尾鰭上能見到鯨藤壺（*Coronula*）。在深海中，可找到鎧茗荷（*Scalpellum*），在漂浮的的浮球或垃圾中，可找到茗荷（*Lepas*）。

因藤壺交配中會把陰莖伸出殼外，比較容易觀察到，所以他們是適於研究交配生態學的極佳生物。在全球氣候變遷下，氣溫不斷上升，在高溫環境下，生物之交配是否會受到高溫而影響到下一代的繁殖？

我們將潮間帶常見之白脊管藤壺自野外採集活體，將其馴養於實驗室環境中，並模擬每天滿潮及乾潮之環境。當藤壺在乾潮時，以強力鹵素燈模擬太陽之熱力，將藤壺



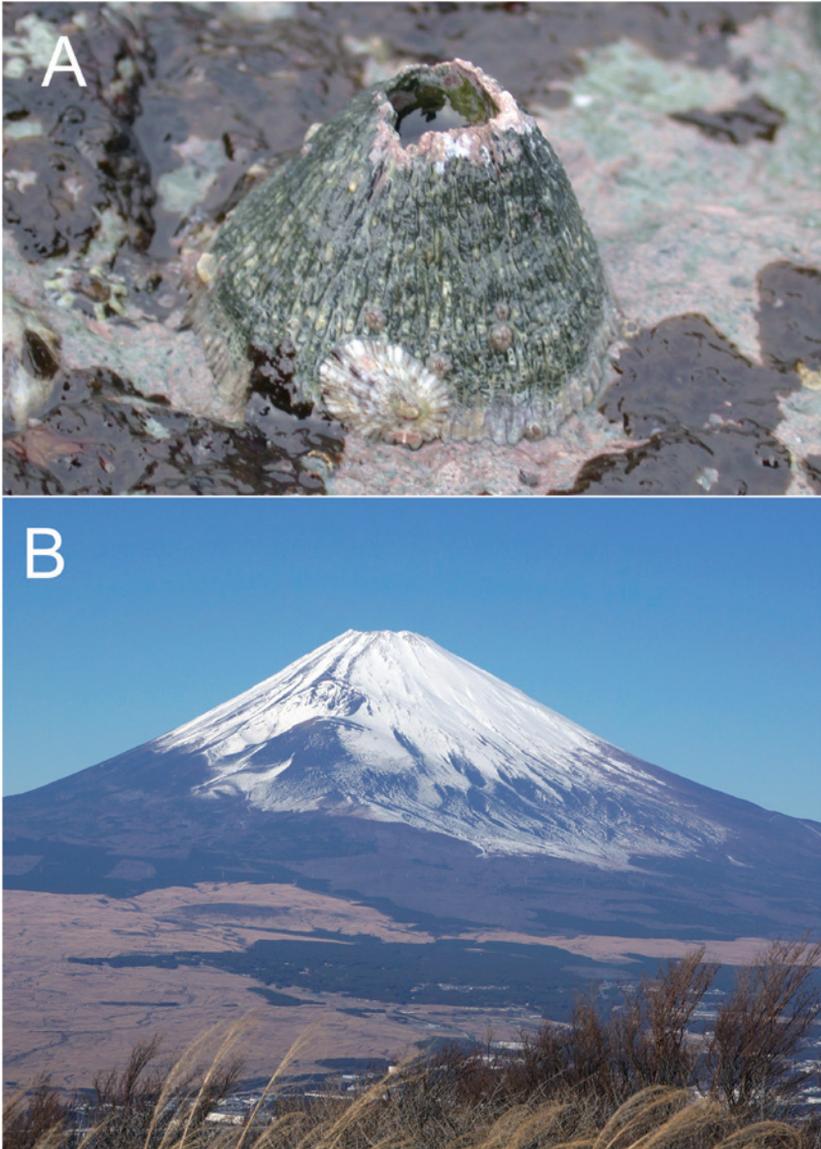
圖一、藤壺是甲殼類生物，身體具有六對蔓足。屬於「無柄目」中的大部分品種有火山型的外殼。



圖二、藤壺是雄性時，會把陰莖伸出殼外，去探索當時為雌性的個體，並將陰莖伸入其殼中釋放精子使卵子受精。因藤壺無法移動，他們的陰莖的長度可達身體長度的數十倍。（余慧盈 攝）

的體溫加溫至39 °C及45°C，並與對照組〈室溫〉作比較。結果發現加溫至39 °C及45°C之藤壺交配頻率比對照組少達一倍以上。在加溫後之藤壺，雖然還有少量個體交配，但他們都沒有釋出幼體，估計精子在高溫下受到破壞而不能使卵子受精。根據此項實驗推測：在全球暖化的環境下，雖然生物可承受壓力而生存，但其交配及繁殖會大受影響，導致不能成功繁殖下一代，使得幼生難以維持可續性之群落結構。

藤壺在生態及人類生活中扮演著重要的角色。在生態上，藤壺是濾食生物，在食物鏈上將浮游生物之能量轉化到食物鏈中更高的位置；在經濟價值上，藤壺是一道美味

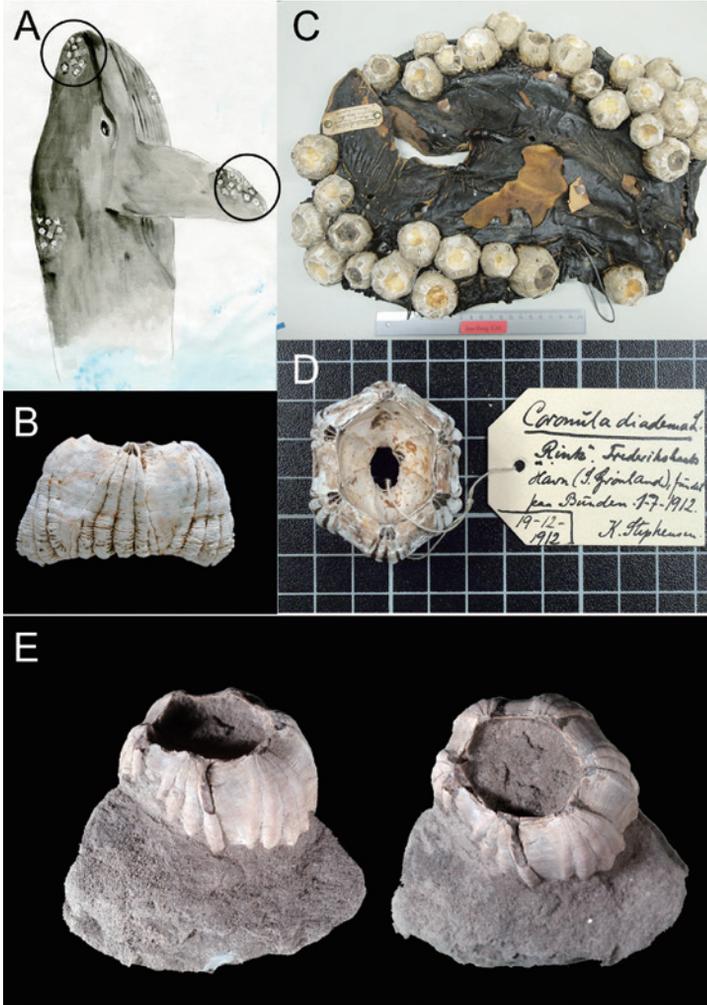


圖三、藤壺（A）在很多人的印象中，它們是種外殼形狀像一座火山  
的生物，藤壺在日文中念做「フジツボ」，意為藤壺或是富士  
壺，意思是像富士山（B）形狀的器皿。



圖四、藤壺在西班牙、葡萄牙及日本是高貴海鮮。*Pollicipes*屬的有柄藤壺在西班牙的超市及餐廳有售（A-C）；有柄藤壺中之龜足，在馬祖也稱為筆架（D）；龜足在台灣馬祖、日本和歌山、日本高知是常見的海產（E），在海鮮店中可嘗其味道；大型之藤壺屬品種產於日本北部（F），在台灣宜蘭大溪漁市有售賣巨藤壺作海鮮（G）。台灣部份海鮮餐廳有供應藤壺為海鮮（H），並在菜單上稱之為「海底火山」（I）。

的海鮮料理，在馬祖，笠藤壺及有柄藤壺中之龜足是居民常烹煮的海鮮食材；在日本則是屬於高價位的海鮮食材，現今還發展了相關的養殖產業。在全球氣候變遷上，藤壺之交配受到高溫而影響到下一代的繁衍，是會對他們的生態造成重大的威脅。

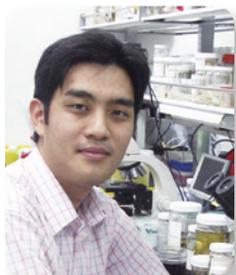


圖五、在鯨魚身上長有鯨藤壺屬的藤壺。鯨藤壺屬的藤壺殼型呈六角型 (A)；鯨藤壺側面 (B)；丹麥自然史博物館一塊乾製的鯨魚皮上長有鯨藤壺 (C)；丹麥自然史博物館中之鯨藤壺標本 (D)；在臺灣南部採得鯨藤壺化石 (E)，顯示臺灣西南海岸在遠古是鯨魚游經的路線。

## 後記

海洋之大，無奇不有，盼在有生之年可盡力研究以滿足對海洋之好奇。

## 作者簡介



### 陳國勤

中央研究院生物多樣性研究中心研究員，副主任。香港大學博士，專長為潮間帶生態，藤壺分類及生物學。現為世界海洋物種目錄（WoRMS）之藤壺分類總編，以更新藤壺最新分類。陳國勤博士也是國際學術期刊，動物學研究之總編輯，英國海洋生物協會期刊（JMBA UK）及Zookeys之主題編輯。

# 微光秘境

## ——縹緲「中光層」珊瑚生態系

何旻杰

在熱帶珊瑚礁海域，如果搭乘一艘先進的透明潛水艇下潛，會感受到隨著海水深度，有著截然不同的景色變化。在海平面附近，可看到五光十色的造礁珊瑚、色彩繽紛的熱帶魚、各式各樣的海洋生物。由於海水的吸收和散射作用，隨著深度緩緩增加，波長較長的光線開始被吸收。首先，紅、橙色的景物開始慢慢黯淡，大約到達水深10公尺時，紅色與橙色已幾乎完全看不到。繼續往下，水中物體只呈現黃、綠、藍等顏色。隨著不同光線依序慢慢消失，亮度也越來越減弱，在水深30公尺處，放眼望去只有綠、藍一片。當深度超過50公尺時，水層中幾乎只剩下短波長的藍光，所有的物體看起來都是灰濛濛的藍色。在下潛達水深100公尺處時，將近90%的光線都已經被吸收，水中的景象將成為陰暗的一片幽藍。而這一片深藍之下，是什麼樣的世界？其中又蘊藏著什麼樣的生物？一直激發人類無限的想像力與好奇心。

我們熟知的淺海珊瑚礁生態系，經常被比喻為海洋中的熱帶雨林，可以說是熱帶和亞熱帶海域最獨特的生態



圖一、傳統的熱帶淺海珊瑚礁，充滿五光十色的各式海洋生物。

系之一（圖一），具有非常豐富的生物多樣性以及旺盛的生產力與複雜的棲地結構。這些生態資源，對人類社會的發展與存活扮演了非常重要的角色。但是長久以來，受限於傳統休閒潛水器材的深度限制，人類所能接觸的珊瑚礁，多侷限在水深30公尺以內的淺水區，超過40公尺深的珊瑚礁研究則少之又少。至於載人或無人潛水艇的研究深度，通常都是數百公尺甚至數千公尺深以上。因此，介



圖二、綠島的「中光層」珊瑚生態系，在大部分的光線被吸收的狀況，呈現一片深藍。（郭兆揚 攝）

於上述深度之間的珊瑚生態系一直被忽略，始終蒙上一層神秘色彩。近年來，由於潛水設備的大幅改善，終於讓這微光下的秘境，也就是所謂的「中光層」珊瑚生態系（Mesophotic Coral Ecosystem, MCE），逐漸展現真實的面貌。

「中光層」珊瑚生態系（圖二），一般指的是從水深30~40公尺開始一直至水深150公尺左右的區域。此區域

內的海水光線微弱，穿透率大約僅為水面的 10%~1% 左右。當光線亮度降低到空氣與海水交界面亮度的1%時，浮游植物的初級生產力的淨值也大約降為零。海洋科學的研究上，習慣將海平面開始到光照強度衰退至只有1%深度的區域，稱作「真光層」或是「透光層」，這個深度一般被視為「中光層」珊瑚生態系分布的極限深度。「真光層」整體的深度，受水質的影響很大，在混濁的水體中，透光層可能少於1公尺，但在乾淨的水域中卻可超過100公尺深，熱帶海域甚至可深達200公尺處。

雖然「中光層」珊瑚生態系的研究才剛剛起步，但其重要性已越來越受到重視。「中光層」可視為「淺海」珊瑚礁生態系之延伸，單就面積範圍而論，就比只占海洋面積1%的淺海珊瑚礁大上許多，生物資源的總量也遠大於淺水海域，例如許多藥物的原料便是來自於「中光層」的海洋生物所萃取的天然物。相對來說，目前人類活動較少接觸這個區域，而陸地上的污染物也較難到達，所以「中光層」珊瑚生態系通常會比淺海珊瑚礁健康。另外，這個區域常具有特有種，也是許多重要經濟魚類和海洋生物的棲地，或是繁殖和育幼的場所。「中光層」區域的水溫穩定，且溫度低於海水表面。許多科學家也因此將此區域視為面對全球暖化——海洋水溫上升的議題上，石珊瑚及一些淺海物種的避難所。

除了分布深度是淺海珊瑚礁生態系與「中光層」珊瑚生態系的最大差異外，透光強度也是影響「中光層」珊瑚

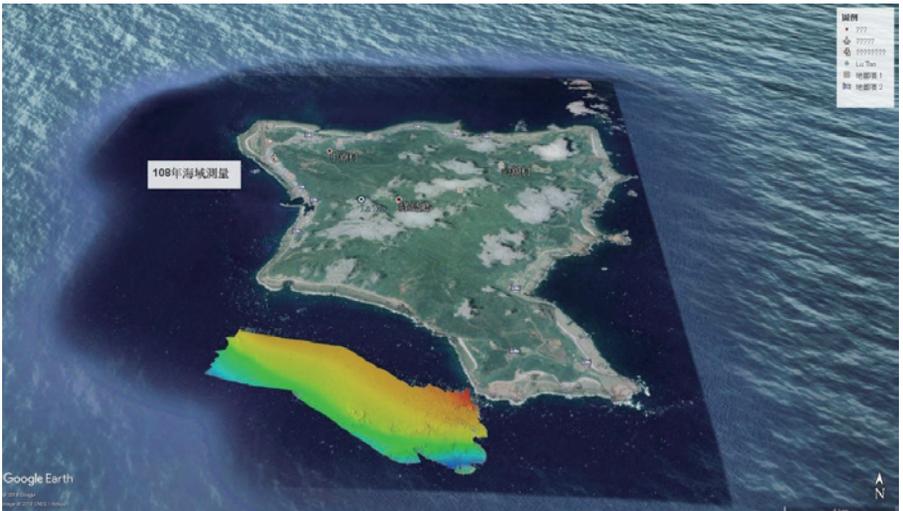
組成的重要環境因子。「中光層」區域的石珊瑚，雖然也可以利用體內共生藻進行光合作用所產生的能量製造碳酸鈣骨骼，但因光合作用效率較低，很少能形成如同淺海域的珊瑚礁，通常是類似高緯度的溫帶海域，以生態群聚的方式出現。一般將此稱為「珊瑚群聚」，此點和淺海石珊瑚所能形成壯觀的礁體（例如著名的澳洲大堡礁）結構有所不同。由於「中光層」石珊瑚所仰賴的共生藻無法得到充足的光線，「中光層」石珊瑚群聚的多樣性與豐富度通常會較淺水域低。此外，隨著水深的增加，水溫會下降，水中的營養鹽也會跟著增加，這些通常會因季節與海域而有所差異。所以各個「中光層」珊瑚生態系的主要優勢物種也各有不同，常見的物種有石珊瑚、軟珊瑚、海綿、海鞘、藻類等。鑑於水深40公尺是傳統水肺潛水的極限，世界上絕大部分的「中光層」生態系都尚未被探索。我們對這個生態系的分布範圍、豐度、生產力、耐受度等資訊仍然所知有限。

透過科學技術潛水（Scientific technical diving）的設備與技術（圖三），搭配氮氦氧（Trimix）、高氧（Nitrox）和純氧（Oxygen）等氣體，以及目前世界上最先進的閉路式循環水肺系統（Closed Circuit Rebreather, CCR），研究人員要潛入水深100公尺至200公尺深的海域進行研究已經不是問題。儘管這種潛水調查的風險非常高，需要比休閒潛水加倍注意安全，但是從近年來的豐碩研究成果證明：「中光層」珊瑚生態系的確是海洋生物研究的一個

新興的領域。而除了技術潛水器材外，利用多音束測深儀（Multibeam echosounder, 圖四）的聲納定位描繪海床，水下遙控載具（Remotely Operated Vehicle, ROV, 圖五）或載人潛艇（Human Occupied Vehicle, HOV）進行水下攝影或採樣，再搭配潛水員進行比較複雜的實驗工作和搜集物種樣本等，這種由跨領域專家所組成研究團隊，並結合多種技術的研究工作，可以一次做到許多單一技術所無法達成的項目。這也是目前「中光層」研究常常會使用的方式，可以讓研究人員能進一步更全面地瞭解、探索「中光層」珊瑚生態系。



圖三、「中光層」調查常用的技術潛水器材（左）開放式技術潛水員，（右）全閉路循環呼吸器潛水員。



圖四、多音束測深儀執行調查（上）測深儀安裝於漁船上，（下）測深儀掃描綠島海床結果。



圖五、水下遙控載具（ROV）執行調查：（上）具有機械手臂的 ROV，（下）ROV 調查之即時影像。

在數個世紀之前，即有學者對「中光層」珊瑚多樣性進行了科學調查，但一直到1996年美國邁阿密大學的Peter W. Glynn博士提出：「中光層」珊瑚生態系可以避免因為暖化對石珊瑚所造成的傷害，有可能是淺海珊瑚的避難所，這個深海礁區避難所的假說（Deep reef refugia hypothesis）才開啟了「中光層」珊瑚生態系研究的熱潮。近年來從細菌、魚類、珊瑚、藻類、生態系等科學研究日以繼增，從加勒比海、紅海、太平洋地區都有科學論文陸續發表。我們已經知道有些深水域珊瑚分布範圍較為侷促，但有些珊瑚的分布範圍就很廣，可以從淺海到深海都能發現其蹤跡。隨著研究能量的累積，許多過去認為的珊瑚分布的深度極限也一一被改寫。例如目前體內有共生藻的石珊瑚分布最深的世界紀錄，是1986年在夏威夷東北方的強斯頓環礁（Johnston Atoll）附近海域水深165公尺處所發現的夏威夷柔紋珊瑚（*Leptoseris hawaiiensis*），也許在不久的將來這項紀錄就會被打破。此外，在營養獲得的能力方面，有些珊瑚可以利用不同系群的共生藻共生以適應「中光層」的微弱光度，而部分的石珊瑚則改為自營與異營的混合型態，也就是部分利用光合作用，部分藉由捕食浮游生物或碎屑的方式獲取足夠的營養。而為了適應光線缺乏的環境條件，「中光層」的石珊瑚的型態常常會有扁平化的傾向。原本在淺海域是呈現分支狀的珊瑚，在「中光層」的型態會趨向於桌形，而表覆型或葉片型的珊瑚也會盡量趨向於扁平，藉此盡可能擴大光線的吸收。

臺灣位於珊瑚多樣性最高的珊瑚大三角北緣，又有黑潮洋流的經過，有許多發育良好的珊瑚礁或珊瑚群聚的分布。其中墾丁、綠島、蘭嶼、東沙與太平島，海水溫暖清澈，深度也恰當，都是適合進行「中光層」珊瑚生態系研究的海域。2005年中研院生物多樣性研究中心邀請了夏威夷Bishop博物館的研究團隊到綠島，利用密閉式循環呼吸器下潛到綠島海域95公尺深的中光層，該次調查即發現了五種新種的珊瑚礁魚，顯示綠島「中光層」海域的確有很高的生物多樣性。隨後在2014年至2017年，生物多樣性研究中心在綠島海域執行國內第一個「中光層」珊瑚生態系研究計畫，利用氮氮氧與高氧潛水，共記錄到103種的石珊瑚，其中有12種為臺灣新紀錄。而其中針對分支狀疣鹿角珊瑚（*Pocillopora verrucosa*）的外型研究，發現從淺水區到深水區，珊瑚骨骼的特徵確實受到水深不同而有明顯差異，顯然是受到水流與光照的影響。

近年來因全球暖化加速了全球氣候變遷，海水平均溫度從19世紀末以來，已上升了超過攝氏0.7度。同時，深海漁業面臨過度捕撈、海洋垃圾、陸源污染物數量持續增加等等的壓力，這些都對「中光層」珊瑚生態系造成很大的威脅。但是因為「中光層」的研究才剛剛起步，這些威脅對「中光層」珊瑚生態系的影響目前仍不清楚。況且，目前大部分的「中光層」珊瑚生態系都還未劃設保護區，這個生態系所面臨的威脅並不亞於淺海珊瑚礁生態系。

關於「中光層」珊瑚生態系的深海底護所假說，目前仍有正反兩面的看法。不過大多數的研究普遍認為，可能會因物種與地區而有所差異，要驗證此一假說仍需投入更多的研究能量。臺灣的「中光層」研究，也逐漸從珊瑚生態系的物種多樣性研究，轉換至生態系的結構與功能，以及探討淺海生態系之間的連通性，藉此釐清影響這生態系的相關環境因子。由於淺海珊瑚礁與「中光層」珊瑚生態系之間的關聯仍屬未知，這也影響到如何進行相關物種的保育工作，有必要進行更深入的研究來瞭解這一微光下的秘境。

## 後記

藉由現代的新興科技，人類正慢慢地揭開中光層生態系的神秘面紗。目前這個領域仍充滿許多未知，等待著我們進一步探索。臺灣是研究中光層生態系的絕佳場域，歡迎讀者一同加入探索這迷人的內太空。

## 作者簡介



### 何旻杰

中央研究院生物多樣性研究中心研究助技師，臺灣大學博士，研究領域包含氣候變遷下之珊瑚礁生態、中光層珊瑚生態系。喜好潛水，從北方三島至南沙太平島，蘭嶼至金門、馬祖都有他的足跡。目前是臺灣珊瑚礁學會理事，國家潛水教練協會（NAUI）臺灣代表。

## 變調的生命之歌 ——臺灣溪哥被盜用「身份證」的 一頁滄桑？

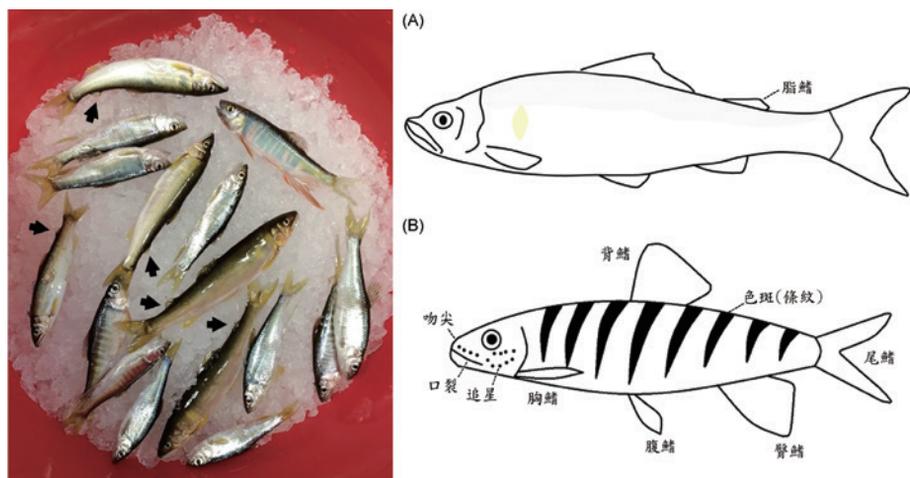
王子元、黃世彬



圖一、採自淡水河的日本溪哥（平領鱮）。（王子元 攝）

1980年代是水產養殖興盛的年代，也是臺灣經濟命脈起飛的年代。經濟與生態間的對立，似乎也從此刻開始。

家家戶戶喜愛的香魚（*Plecoglossus altivelis*）和溪哥（原為鱮屬 *Zacco*，現生臺灣原生溪哥被歸類為馬口鱮屬 *Opsariichthys*），曾經普遍分布在臺灣北部的河川裏，是釣客們的最愛之一，更是山產店常見的下酒菜餚。酥酥脆脆的油炸溪魚，也是居民補充鈣質、經濟實惠的營養品。然而，由於工業汙染環境日趨嚴重，造成河川水資源的惡



圖二、新店溪的香魚和溪哥。香魚體色偏黃，背鰭和尾鰭之間有個柔軟的肉質鰭（脂鰭，左圖箭頭處）（A）。溪哥體色銀白，成熟雄魚具有數條橫斑和追星（B）。（王子元攝）

化，加上電魚、毒魚、炸魚等粗暴的捕獵方式，使得河川有水、水裡有魚的景色逐漸自上一代的記憶中消逝。

臺灣當年的水產養殖技術是國家的重點研究工作，河川復育的先驅觀念也是從水產試驗研究單位開展。放流魚苗是當年常見的復育方式，也是縣、市政府積極投入的策略。例如，政府機構意識到臺灣香魚族群的滅絕，在1960年代初，從日本引進同物種的香魚受精卵，試圖重現臺灣的香魚族群。終於在1977年蕭世民等人透過水產養殖技術，成功地孵化香魚苗，自此陸續將為數眾多的香魚苗放流到新店溪上游、石門水庫、萬大水庫、德基水庫等地，藉以維持有香魚族群存在的風貌。



圖三、臺灣河川中的日本香魚。(周銘泰 攝)

隨著生物技術的進展，以及生態系平衡的新觀念產生，生物多樣性的研究重新定義了物種間的親緣關係和族群間的遺傳差異。國人開始意識到即便是外表長相相同的物種，在地理隔離的自然歷史中，族群間也存在著具有指標意義的遺傳變異，甚至有可能存在著未知的新物種。昔日的放流方式，可能造成族群的獨特性逐漸消失。就像是移民和原住民的婚姻關係，混合的血統改變了昔日不通婚



圖四、臺灣西部的白頭翁和東部的烏頭翁雜交，因而產生不同表型的雜頭翁子代。（雜頭翁C：官建維 攝；其他各圖：詹仕凡 攝）

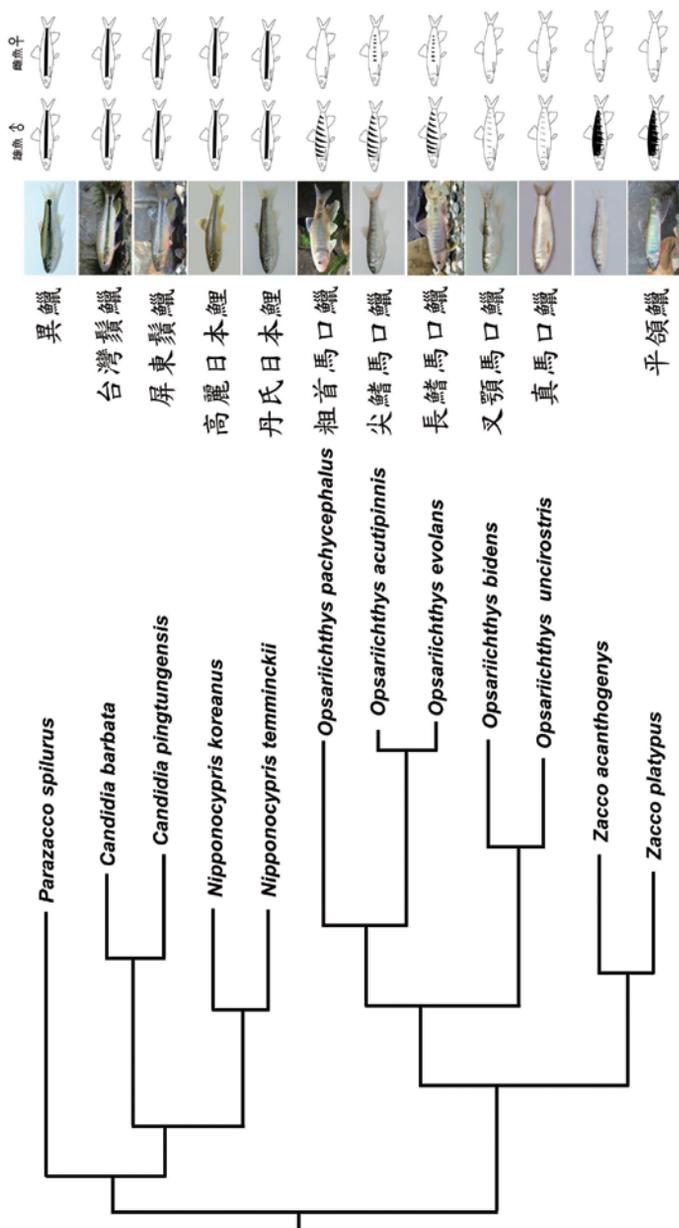
的獨特外型。臺灣的鳥類也曾發生這樣的案例——「雜頭翁」是東部特有種的烏頭翁（*Pycnonotus taivanus*）和分布西部的白頭翁（*Pycnonotus sinensis*）的後代，其羽色及體型兼具兩個物種的特徵和特性，並具備生育能力；這兩種被中央山脈隔離了十幾萬年的生物，卻因公路建設、人為放生與自然棲息地的開發等非天然因素，打破了地理阻隔的藩籬，兩個物種交配產生了不同形態的雜交後代。隨後，強勢入侵東部的白頭翁已經壓縮了烏頭翁的生存空間。

當人們吃著山產店的油炸溪魚時，是否曾想過這「山產」來自何處呢？

臺灣的溪哥，早期被學者認為共有三種，即與日本同名的平頷鱨（*Zacco platypus*）與丹氏鱨（*Z. temminckii*）以及臺灣特有種粗首鱨（*Z. pachycephalus*）。1986年，曾晴賢指出丹氏鱨是錯誤鑑定，並不存在於臺灣。而臺灣的平頷鱨被部分學者認為應該是長鰭鱨（*Z. evolans*）的錯誤鑑定。直到2005年，陳義雄與張詠青合著的《臺灣淡水魚類圖鑑》始將臺灣產的原生溪哥歸到馬口鱨屬，並且在2009年發表一個產於臺灣南部的新種——高屏馬口鱨（*Opsariichthys kaopingensis*）。至此，臺灣所產原生溪哥物種的分類已經釐清，除了高屏馬口鱨，臺灣原生的溪哥尚有分布於西部與東北部的粗首馬口鱨（*O. pachycephalus*）以及北部的長鰭馬口鱨（*O. evolans*）。

2006年，馬國欽等人利用分子親緣鑑定技術，意外發現臺灣的淡水河族群存有和日本琵琶湖同源的平頷鱨（本文之後稱日本溪哥）族群，恰巧和引進臺灣的日本香魚來源相同。然而，當時文獻上並無明確的放流記載；因此，有專家推測日本溪哥的魚卵極可能夾雜在日本香魚卵當中，意外地被放流到臺灣的新店溪一帶。也有可能是當時流行飼養溪魚的水族養殖業者引進臺灣，或是後來民間人士的宗教放生活動所致。亦有學者認為臺灣的確尚存著本土的平頷鱨族群。就像香魚和雜頭翁的雜交例子，這也是一個需要釐清的歷史事件。

臺灣產的溪哥無論外形與遺傳上均與日本溪哥有所不同。2010年王晨帆、王弘毅等學者根據型態以及DNA



圖五、利用全粒線體DNA序列重建溪哥和馬口魚類的親緣關係樹（左）和體側婚姻色的斑紋型態（右）。（黃世彬製）

的研究發現：臺灣的河川存在日本溪哥與臺灣兩種溪哥的雜交個體。人為引進的日本溪哥，竟能夠和臺灣原本互不雜交的兩種溪哥，分別產生出雜交後代！進一步翻閱日本水產文獻，在日本各地已陸續發現有平頷鱨與其他近緣屬（種）的雜交個體。這些非自然現象，主要起因於人為水利工程，改變了適合生存的棲地溫度或發生棲地匯合，增加了物種間雜交繁殖的機會。

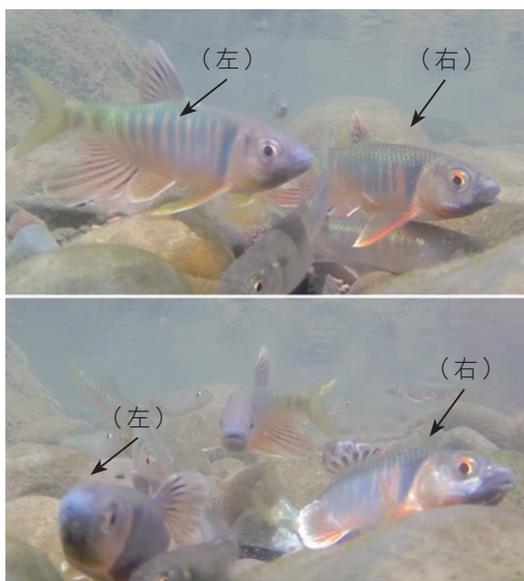
我們推測造成這樣的雜交個體，也許和溪哥特殊的生殖行為息息相關。許多魚類在繁殖的季節，成熟的雌雄個體會產生配對的行為，配對成功的雄魚會巡弋在雌魚的周邊，驅趕其他的雄魚，以確保繁殖過程中，能夠產生自己的後代。溪哥就是這類典型的例子。成熟的雄魚具有數條不同顏色的相間條紋，被稱為「婚姻色」，是雌魚用來辨識雄魚是否健康成熟的特徵。配對成功的雄魚，會尾隨在尋找產卵地點的雌魚，



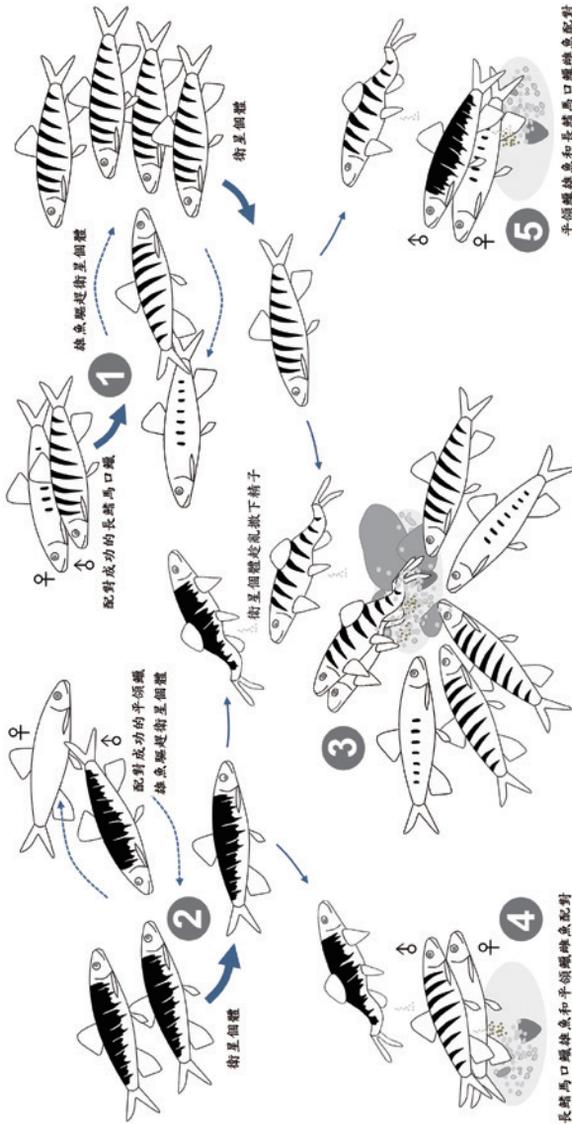
圖六、疑似平頷鱨和粗首馬口鱨的雜交個體的雄魚（上）和雌魚（下）。（周銘泰攝）



圖七、具有婚姻色的平領鱧成熟雄魚（上）。（王子元 攝）



圖八、骰子相機拍攝到長鰭馬口鱧（照片左側）和平領鱧（照片右側）在同一棲地產卵。（王子元 攝）



平頷鱧雄魚和長鰭馬口鱧雌魚配對

長鰭馬口鱧雄魚和平頷鱧雌魚配對

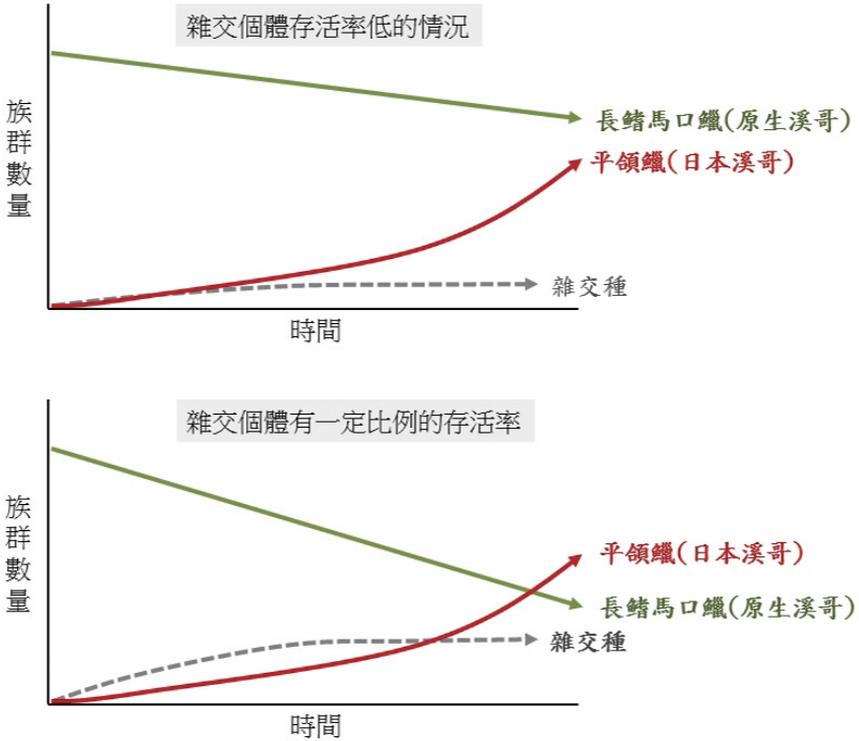
圖九、長鰭馬口鱧和平頷鱧的雜交事件簿。(王子元 繪製) (1)配對成功的長鰭馬口鱧，雄魚會驅趕其他靠近的雌魚；(2)配對成功的平頷鱧雄魚也會驅趕其他靠近的雄魚；(3)產卵中的長鰭馬口鱧上方會出現衛星個體趁亂撒下精子，後方則會有其他個體尾隨；(4)會有少數配對發生在長鰭馬口鱧的雄魚和平頷鱧的雌魚；(5)將近有三分之一配對發生在平頷鱧的雄魚和長鰭馬口鱧的雌魚。上述多種組合配對和衛星個體參與的狀況，產生許多雜交的機會。



圖十、樣區採樣記錄。(王子元 攝)

並不時追逐驅趕靠近雌魚的其他雄魚。這些「未配對成功的雄魚」被稱為配對行為中的「衛星個體」。這些衛星個體會藉機靠近正準備交配的雌魚，趁著配對的雄魚和雌魚共同擺尾交配，無暇他顧的瞬間，靠近雌魚將牠們的精液也同時撒下。由於魚類是體外受精，此種趁亂而入的投機行為，是可製造受孕的機會，將自己的遺傳基因繁衍下去。

雜交個體是否因為這樣的特殊行為而產生的呢？2018年為了證實這個現象，我自費買了一個可以水下攝影的骰子相機，並帶著小型攝影機到了王晨帆曾發現雜交個體的「事故現場」，試圖拍攝這樣的雜交行為。骰子相機是一



圖十一、外來種的雜交行為對原生種族群變動的影響。(王子元 製)

款用於運動登山記錄的小型攝影機，也有人會買來黏在安全帽上做為騎車記錄器使用；似乎不曾有人拿來記錄水下的生態，沒想到用在這次觀察實驗中，非常實惠好用！就在第三次前往現場記錄時，我從手持攝影機發現一對正在配對產卵的平領鱮上方，出現了長鰭馬口鱮的雄魚側身擺尾的標準動作！難掩興奮的當天，光手持攝影機就記錄到三次衛星個體表現出關鍵行為的畫面，而且不只發生在平

頷鱨，平頷鱨煽尾的行為也發生在配對產卵的長鰭馬口鱨上方。這是野外首度證實兩種溪哥在同一棲地產卵，衛星個體可能是造成雜交後代的關鍵。下午回到實驗室，我們興奮地趕緊檢閱水下攝錄的骰子相機，畫面同樣出現溪哥配對和衛星個體參與異種交配的清晰畫面！經再三觀看拍攝到的幾段畫面後，證實了不同種交配事件的存在。

不同種間的交配行為，究竟是隨機發生的事故，或者是有選擇性的偏好呢？三個月後的暑假，四位參與中央研究院生物多樣性研究中心舉辦的大學生暑期培育計畫，來自高醫、東吳和臺大的學生，加入了這個觀察研究，讓我們得以進一步探討這個「事故」。在中心研究經費的挹注下，我們增購幾組骰子相機，以便拍攝更多的畫面，進一步統計分析。

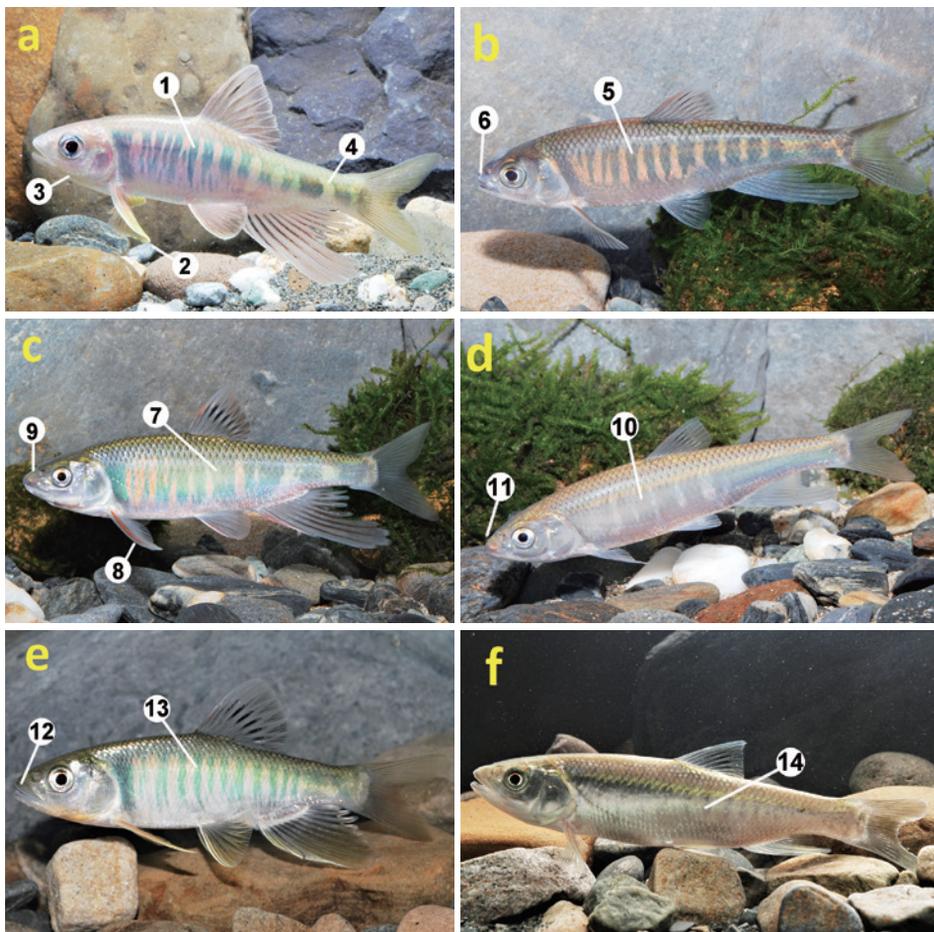
經過多次現場觀察記錄和影像辨識的分析工作，平頷鱨和長鰭馬口鱨間的雜交行為，竟然比想像中的更加複雜頻繁！除了衛星個體造成的雜交事件外，在觀察到的73組配對中，將近有三分之一的配對是發生在平頷鱨的雄魚和和長鰭馬口鱨的雌魚。若再加上衛星個體的種間雜交行為，只剩下43%的產卵事件是屬於原生種的長鰭馬口鱨。假設雜交個體的存活率較低，則種間交配頻繁的繁殖行為，可能會降低原生種的成功繁殖率，因而導致原生種後代數量的顯著減少。再者，若雜交個體有一定比例的存活率，如同雜頭翁可以繼續繁殖產生後代，可能會使原生種的族群數量相對的減少。人為引入的日本溪哥，或許也

會如同強勢入侵東部的白頭翁一樣，取代東部特有的烏頭翁，成為主要族群。因此，未來有必要進一步瞭解平頷鱨與馬口鱨魚類的雜交行為與成因，以及監控外來種的平頷鱨族群數量及分布範圍。

「有心栽花花不開，無心插柳柳成蔭。」似乎精確地反映了外來種入侵的典型事故，這成語也同樣反應在臺灣的河川生態現況。例如，過去封溪護魚的立意雖然良好，遇上了近年來的野溪整治工程，甚至人造親水公園，最終導致「保育吳郭魚」有成，而原生溪魚的族群卻因棲地生態被破壞而銳減，甚至走上滅絕的結果。才會因而產生需要透過人為放流魚苗的手段來達到物種復育的目的。日本溪哥與臺灣溪哥產生雜交個體，正是放流復育所產生的後遺症。事實上，維持棲地多樣性的保育工作，是最省錢也是最能達到保育目標的方式。政府若能做好淡水河和愛河的污染排放管制等淨水工程，必能落實在縣市的「河川整治」工程上——在兼顧防災需求下，營造出臺灣溪魚能夠生存的特有溪流環境。如同臺灣創作女歌手潘美辰在《我想有個家》的歌詞：「我想要有個家，一個不需要華麗的地方，在我疲倦的時候，我會想到它。我想要有個家，一個不需要多大的地方，在我受驚嚇的時候，我才不會害怕。」何時能讓臺灣的溪魚也能有個家，不要只是羨慕吳郭魚，受傷後可以回家。別讓臺灣的溪魚只能孤伶伶地尋找牠已破碎的家園——那個過去記憶中的青山綠水！

[註] 本文「平頷鱨」指的是原產於日本，後引進臺灣的日本溪哥。

## 生態小學堂



三種溪哥的形態特徵。(黃世彬 攝製)

- a) 長鰭馬口鱮雄魚；      b) 長鰭馬口鱮雌魚；  
c) 平領鱮雄魚；      d) 平領鱮雌魚；  
e) 粗首馬口鱮雄魚；      f) 粗首馬口鱮雌魚。

共棲於臺灣北部淡水河流域的粗首馬口鱮 (*O. pachycephalus*)、長鰭馬口鱮 (*O. evolans*)、外來種的平頷鱮 (*Z. platypus*) 等3種雄魚當中，粗首馬口鱮、長鰭馬口鱮、平頷鱮的亞成魚體側色斑差異小，不易區別；成魚在繁殖季時的體側色斑則具有不同顏色及斑紋型態。以共棲於淡水河的平頷鱮 (*Z. platypus*) 和長鰭馬口鱮 (*O. evolans*) 為例，有四個顯著的形態特徵差異—不同的胸鰭長度、魚嘴邊突起的追星型態、雄魚體側色斑型態、雌魚吻尖顏色差異。然而，僅有兩個形態特徵可以區分這兩種雌魚 (圖b、d)。首先，長鰭馬口鱮雌魚會有幾條黃綠色條紋(5)，平頷鱮雌魚的條紋則為模糊的淡黃色或灰色(10)。其次，長鰭馬口鱮雌魚的吻尖端通常為灰綠色(6)，但平頷鱮雌魚通常為橘紅色(11)。

長鰭馬口鱮的背部底色為黃褐色，成熟雄魚的身體具有11~13條垂直的綠藍色條紋(1)，胸鰭相當長，最大長度可達到成熟雄性的腹鰭基部(2)，但雌魚的條紋較短(5)，胸鰭也明顯較短。在繁殖季節可以清楚地觀察到性別外觀的差異 (圖a、b)。成熟雄魚在頰部與吻部上會分布顆粒狀追星(3)、尾柄呈現黃綠色(4)；而雌魚則沒有這兩個特徵。此外，成熟雄魚的部分胸鰭、背鰭和臀鰭具有紅色斑，這些鰭膜在成熟雌魚通常為黃色。

平頷鱮在背部區域也具有黃褐色底。但是身體除了有幾條垂直的灰藍色條紋，部分條紋在成熟的雄魚中則融合

成寬帶(7)。雌魚則呈現模糊的淡黃色或灰色條紋(10)。平頷鱧的胸鰭明顯較短，最大長度不及腹鰭基部(8)。在繁殖季節也可以清楚地觀察到性別外觀的差異(圖c、d)。成熟的雄魚吻尖是灰黑色(9)，在臉頰和鼻子邊會有縱列追星；而雌魚則沒有追星，吻尖是橘紅色(11)。此外，成熟雄魚的部分胸鰭、腹鰭、背鰭和臀鰭具有紅色鰭膜，這些鰭膜在成熟雌魚通常為黃色。

粗首馬口鱧有幾個關鍵特徵明顯與其他兩種不同(圖e、f)。第一，粗首馬口鱧的口裂較大，後方可達眼球中點下方，上顎前端具有明顯的缺刻(12)。第二，粗首馬口鱧的雌雄差異明顯—成熟雄魚在頰部與吻部上具有顆粒狀追星、體側的條紋為藍綠色(13)；鰓蓋下方、腹鰭、胸鰭、臀鰭等多處會有鮮紅色。雌魚則通體銀白，背部灰綠，體側具有不明顯的淺灰色橫斑(14)，鰭膜呈淡黃色。

## 後記

就像是疫苗開發的期程，物種保育是冗長艱辛的路程。相反地，隨意放生或丟棄外來種的危害，卻像肺炎流感的輕易咳嗽，擴散得非常迅速。物種保育成功與否，有賴於全民高度地自主管理！要有「公德」，才會有「功德」。

## 作者簡介



### 王子元

中央研究院生物多樣性研究中心研究副技師，清華大學生命科學博士。專長為分子生態與演化、魚類基因體與奈米孔定序。主要研究微生物功能基因演化與應用、淡水魚類的親緣地理學、生殖行為與基因體研究。



### 黃世彬

中央研究院生物多樣性研究中心博士後研究學者，生物多樣性研究博物館的動物標本館資深經理。專長為魚類系統分類、魚類分子親緣以及魚類生態學。主要研究對象為東亞與東南亞的淡水與河口魚類，近來也推廣科學知識與博物館藏資源給社會大眾與學生。



保存在中研院生物多樣性研究博物館的三種溪哥早期採集標本：  
平領鱧（上）（標本號ASIZP0074651）、粗首馬口鱧（中）  
（ASIZP0054186）、長鰭馬口鱧（下）（ASIZP0062093）。分別採  
集於2002年、1968年以及1997年。

# 蟲蟲危機

## ——以明星昆蟲解析全球環境變遷

黃仁磐

近年來生物多樣性研究中一個很重要的議題是「全世界的昆蟲正在經歷一次大規模的滅絕事件」，客觀的事實都指向全世界昆蟲的數量明顯的下降。一群昆蟲愛好者針對德國東南方森林，持續追蹤林間的飛行性昆蟲27年，發現其生物量至少銳減了75%。此議題的嚴重性，再度經由一篇調查波多黎各40年間的昆蟲多樣性變化的文章，而重新獲得重視。波多黎各的該項研究的重要價值，是因為該研究者分別在1976及2012年到波多黎各相同的採樣點，用相同的採樣方法（掃網採集及黏蟲紙陷阱等等）調查昆蟲的多樣性。其中，掃網方法所採集到的昆蟲生物量（biomass）在40年間減少為1/4到1/8。至於黏蟲紙所採集到的生物量，則減少為1/30至1/60。雖然真正導致減少的原因可能很多（例如農藥、棲地破壞及全球氣候變遷），這些研究結果都指向昆蟲數量減少是一個全球化的現象。

包含昆蟲在內的節肢動物，組成了地球上主要的生物量，且其物種多樣性居所有動物類群之冠。然而與其他類型的生物比較之下（例如兩爬與哺乳動物），節肢動物

的相關研究投入卻相對較少。以國際紅皮書（IUCN Red List）為例，此組織目前為止一共評估8千多種昆蟲的生存狀態及滅絕危險程度，但這8千種僅佔目前估計昆蟲物種總數的0.8%。相較之下，將近所有的已知鳥類及哺乳類的生存狀態及滅絕危機皆已被一一做出評估。跟脊椎動物相比，即使是明星物種的昆蟲保育研究仍遠遠落後。主要原因其實也不難推測：脊椎動物的保育研究例如大貓熊、金剛鸚鵡、雨林青蛙、獅子、老虎等等，比較引人注目，因而經常可以吸引大批的研究經費。相對的，除了農業病蟲害防治之外，昆蟲相關研究能夠吸引到的經費明顯較少。事實上傳統的保育生物學者經常假設：只要保育保護傘物種（明星物種）的生活環境，其它在相同環境中生存的生物也能一併受到保護。然而近年來全球昆蟲族群量下降的研究結果顯示：事實並不如同保育生物學者所預期的結果。

雖然昆蟲保育的明星物種不如兩棲爬蟲、哺乳類（或甚至魚類）多，知名度也不及上述這些生物類群，但是昆蟲明星物種的保育生物學研究，對於環境保護及大眾教育常有極佳的效果。例如美洲的大樺斑蝶（圖一），每年在墨西哥或中美洲及北美洲棲息地之間遷徙，它們每年到達墨西哥度冬棲地之時恰好是墨西哥當地的亡靈節期間（Día de los Muertos），彷彿引領祖先的靈魂回家。基於愛屋及烏的心理，遂而保護它們的棲地，也讓學者得以瞭解它們越冬的機制及族群量，也同時兼顧了當地特有的文化並發



圖一、北美洲的大樺班蝶。

揮環境教育的功用。歐洲著名的歐洲深山鍬形蟲，近年來也得到相當多的保育重視，其中英國保育組織推廣於自家後花園用堆積木頭營造歐洲深山的棲地環境，這同時也增加了其他森林性昆蟲的可用資源，進而增加城市中的昆蟲多樣性。同樣地，美國近年來也開始投入明星昆蟲的相關保育研究，例如利用基因體資料重建過去美西白兜蟲族群量的變化，然後討論過去地質事件引發的氣候變遷對其族



圖二：美西白兜蟲。

群量變化的影響（圖二），或藉由氣候模擬推估未來紅鹿深山鋤形蟲的生存危機。除了可以利用這些明星昆蟲對大眾做生活史教育之外，並可以教導下一代氣候改變對生物的影響，瞭解如何保護這些明星生物，並度過全球環境變遷的危機。

臺灣有相當多的昆蟲明星物種，舉凡早期讓臺灣名聞遐邇的各種蝴蝶，到近期流行的寵物甲蟲。選擇明星昆蟲物種，未必是要稀有罕見，相反的，生活周遭常見的昆蟲才有助於凝聚社會大眾的關懷，達到社會教育的目的。臺灣中低海拔常見的獨角仙，就極有潛力成為昆蟲保育的明星物種（圖三）。每年夏天全台各地會有新聞報導獨角仙出沒，及相關的中小學生態教育營隊。此時也有相當多關於不肖商人抓蟲販售的報導，及當地人組織守望隊加以保護的新聞，彷彿抓甲蟲是一件嚴重破壞生態的事件。事實上沒有人知道人為採集販賣對獨角仙的族群是否會有負面影響。即便是有這類威脅，多大的人為採集量才會構成影響也不清楚。另一方面，近年來連中央研究院院區，或是陽明山的前山公園步道都可以發現大量的獨角仙個體，這些證據顯示臺灣的獨角仙的地理分佈及族群量都可能正在擴張中。究竟是我們的生態環境變好，或是全球環境變遷（溫濕度增加）反而促成適合獨角仙成長發育的環境？這些情況可以歸結出以下的問題：(1)這些獨角仙是哪裡來的呢？(2)是我們近期保育意識抬頭持續保護淺山森林終於有了成果？(3)還是獨角仙原本生活的雜木林被破壞殆盡，因

而近期的蟲子只能往外擴張至人類生活的地區呢？(4)獨角仙的族群量真的有增加嗎？這些問題都不只是關係生態保育，研究這些問題的過程及成果，都將直接影響我們如何教育下一代保護環境的重要性、制定政策及執行的必要性，並探討人類與環境共存及自然資源永續經營與利用的可行性。

鑑於族群遺傳學及基因體學的發展快速，想要探討上



圖三：臺灣的獨角仙。

述的問題已經變得容易許多。我先前研究美西白兜蟲的族群量變化及遺傳多樣性，在大尺度地理分佈下（包含亞利桑那州、新墨西哥州、及猶他州的採集地點）總共使採集22隻甲蟲個體，用基因體測序的方法得到大於七萬七千個基因的資料（Huang 2019）。這是個總共僅花費美金1500元左右，就可以完成的研究計畫。現今保育遺傳學研究大的問題反而在於(1)如何合法地得到研究的樣本（犧牲幾十隻或上百隻獨角仙來研究其族群量變化能拿到合法許可嗎？社會觀感如何？），(2)大尺度採樣，所費不貲，能否有人力（學生或助理）投入採集昆蟲來產生及分析基因體資料，(3)經費來源。在申請研究經費的時候，論述為什麼需要研究並保育某些昆蟲，經常也是最難合理化的一個問題。雖然這篇科普文章並沒有談到為什麼需要研究保育昆蟲，因為這方面的資訊已經有很多其他文章可以參考（例如他們是生態系中最基本的組成，失去他們可能會瓦解整個生態系等等的假設）。但是基於前面討論過的原因，研究保育昆蟲的經費一直比其它類群例如脊椎動物少。希望能有更多的聰明腦袋投入昆蟲保育相關研究，讓社會大眾及研究經費補助單位能看到這類型研究的影響力。

## 後記

結合自然與社會，完成社會大眾有感的研究。科學基礎提供政策執行方向，客觀檢測政策執行成果。

## 作者簡介



### 黃仁磐

中央研究院生物多樣性研究中心助研究員。他的研究興趣是生物物種分化的過程以及如何客觀的界定生物學及演化學上有意義的生物種。他的研究方向亦包含保育遺傳學、系統分類、群落系統發育生物學及基因體學。他的研究材料為甲蟲、地衣、及小型蘭花。

# 見微知著

## ——由雛鳥新生絨羽一窺現代鳥類演化的奧秘

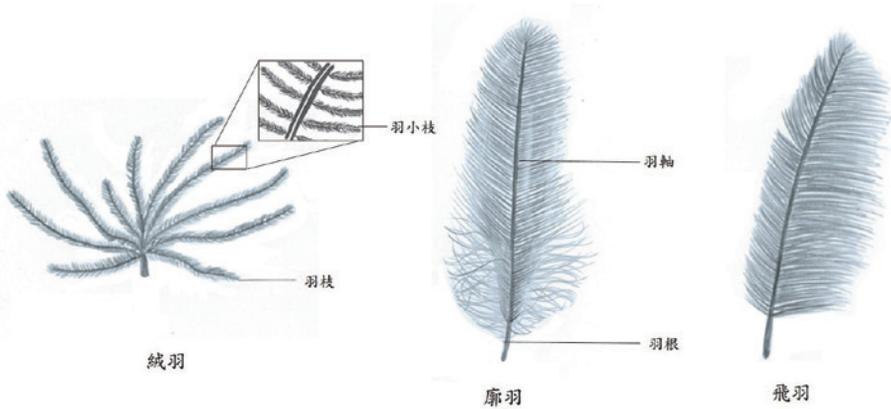
李文雄、陳志冠

鳥是分布很廣的陸生脊椎動物，擁有多樣的體型和豐富的顏色，至少已經有一萬種的鳥被記錄。鳥類與其他脊椎動物的不同之處，在於鳥類擁有羽毛、沒有牙齒、快速的新陳代謝以及輕巧但結實的骨骼。尤其是複雜多變的羽毛有利於鳥類佔據不同的生態棲位（ecological niches）。因此，鳥類很適合作為模式物種，來研究動物如何在多樣的環境中生存與適應。

羽毛在鳥類的演化過程中表現出高度的多樣性與複雜性。例如，由羽枝和羽小枝組成的柔軟絨羽可以保暖，而帶有羽軸的廓羽（輪廓羽毛）則可保護身體和吸引異性，再者，不對稱的飛羽適合氣體動力學的原理，有利飛翔（圖一）。因此，羽毛的多樣性，很可能是鳥類發展出高度多樣性的最大原因。

不同鳥類在剛孵化的雛鳥（幼鳥）階段，成熟度呈現明顯的差異，這個現象被歸納成「早熟—晚熟頻譜（altricial-precocial spectrum）」（表一）。鸚形目

(Psittaciformes) 和雀形目 (Passeriformes) 等鳴禽在剛孵化的時候，全身幾乎沒有羽毛而且眼睛仍未睜開，屬於晚熟鳥。相反地，諸如雞形目 (Galliformes) 和雁形目 (Anseriformes) 雛鳥的狀態則與成鳥相近，羽毛包覆全身而且眼睛張開，屬於早熟鳥。雛鳥的成熟度決定了牠們需要親鳥照料的程度，以及牠們適應環境的能力。



圖一、絨羽、廓羽及飛羽的構造。(戴嘉葳繪圖)

雛鳥新生絨羽的形態與生長部位會依據鳥種的發育特性（早熟鳥抑或晚熟鳥）有所不同，因此羽毛是用於辨識早熟鳥與晚熟鳥的主要特徵。這些發育特性和環境適應的模式，似乎可以幫助我們了解鳥類的演化歷程，然而相關研究至今甚為有限。本文中，我們首先以最近發表的鳥類親緣樹分析「早熟—晚熟頻譜」的演化模式。其次，探

討雛鳥新生絨羽的演化歷程，藉此一窺現代鳥類演化的奧秘。

## 早熟鳥與晚熟鳥的定義及牠們的演化

早熟鳥與晚熟鳥雛鳥的差異，被認為和適應環境有關。然而如何定義早、晚熟鳥仍存在爭議。在棲息地的選擇上，大多數的晚熟鳥傾向於在樹上或高處築巢，牠們的雛鳥需要在巢上成長一段時間才能獨立，進而離開巢穴。相反的，大多數的早熟鳥傾向於在地面築巢，雛鳥孵化後不久就可以獨立並離開巢穴。雛鳥的一些形態和行為特徵，常被用於辨識早、晚熟鳥（表一），例如新生絨羽的多寡及種類、活動能力、親鳥的照護程度、獨立覓食的能力、待在巢中的時間、孵化時開眼或閉眼以及與親鳥之間的互動情形等（表一）。

我們將「早熟—晚熟頻譜」對應到最近發表的鳥類演化樹上（圖二）。由於可得的資料有限，我們僅使用四種

表一、雛鳥孵化模式的辨識特徵

發育模式	羽毛	眼睛	留巢情形	親鳥照顧
早熟	有	張開	離巢	抱窩或無
半早熟			巢區附近	提供食物
半晚熟	少或無	閉合	留巢	餵食
晚熟				

此表是由（Chen et al., Zoological Studies 58:24, 2019）修改而得。

雛鳥發育模式：早熟、半早熟、半晚熟、晚熟。過去的化石及系統發育學（一種研究生物個體或群體之間的演化歷史和關係的學科）的研究支持了鳥類從早熟鳥演化到晚熟鳥的趨勢，我們的結果也符合這個推論（圖二）。然而，從早熟鳥到晚熟鳥的演化，在整個鳥類演化史中曾發生過數次，僅列載細節如下：

古顎下綱（*Palaeognathae*）和雞雁小綱（*Galloanserae*）是兩個最古老的鳥類譜系，所有的成員都屬於早熟鳥（圖二）。新鳥類（*Neoaves*）則包含了大多數的現生鳥類譜系，主要有：夜鷹及雨燕類（*Strisores*）、鴿鴿類（*Columbaves*）、鶴形目（*Gruiformes*）、水濱鳥類（*Aequorlitorinithes*）和望外鳥類（*Inopinaces*；包含鷹形目 *Accipitriformes*、鴉形目 *Strigiformes*等）五大類群（圖二）。較晚演化出來的望外鳥類大多屬於半晚熟鳥或晚熟鳥，其中，麝雉（*Opisthocomus hoazin*）則是唯一的例外，屬於半早熟鳥，但同時也是最原始的望外鳥類。因此從演化樹可得知，在望外鳥類出現時發生了一次從早熟鳥到晚熟鳥的演化事件。

在新鳥類中，夜鷹及雨燕類和鴿鴿類是兩個較古老的陸棲鳥類類群。夜鷹及雨燕類雖然是早期就演化出來的類群，但所有成員都屬於半晚熟鳥或晚熟鳥，這表示最早的晚熟模式演化事件就已發生在這個早期就演化出來的類群中。鴿鴿類則涵蓋所有四種發育模式，其中有鴿型類和鴿型類兩個不同的演化枝，各自衍生出了晚熟鳥種類，顯示

晚熟模式演化事件在這個類群中至少獨立發生了兩次。

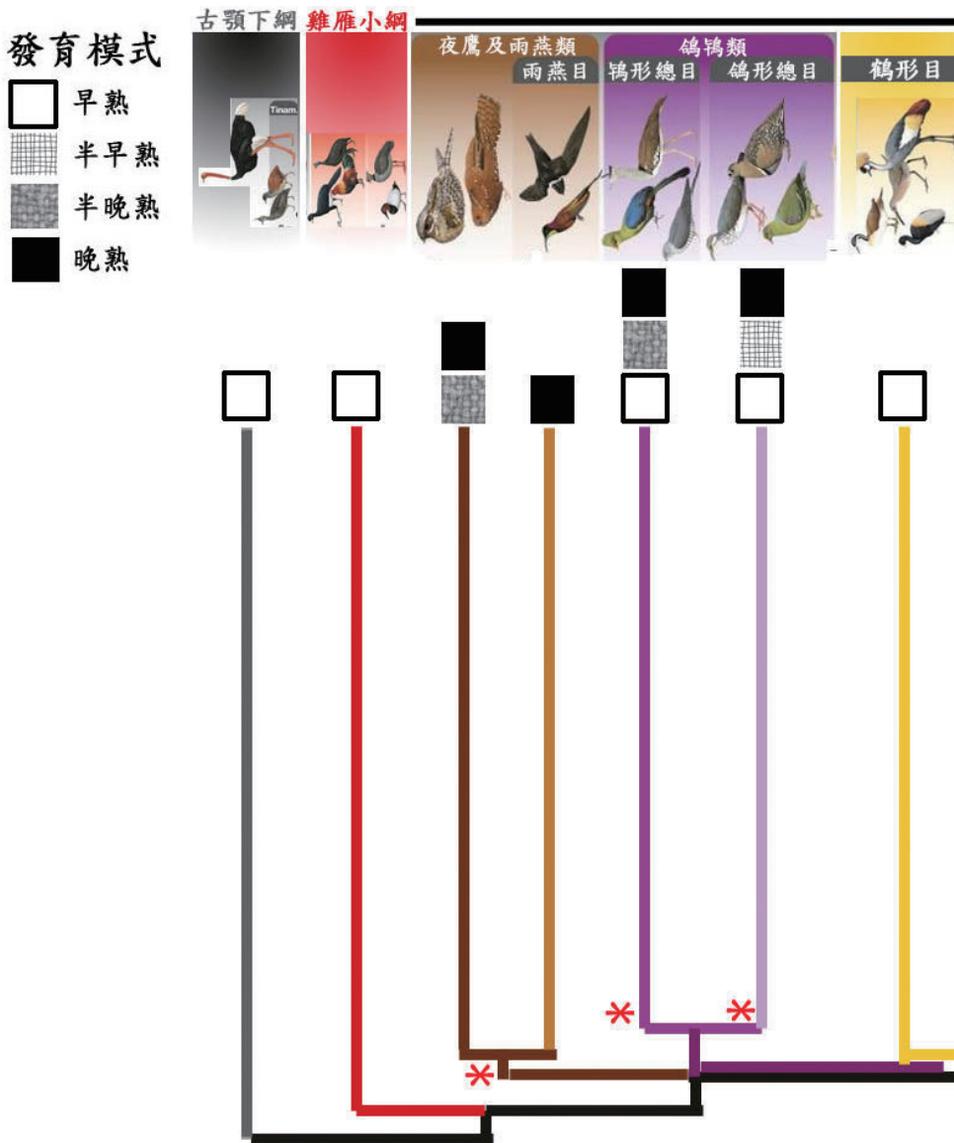
其餘的兩大類，鶴形目和水濱鳥類，大多是水禽或是飛行能力不佳的陸禽。所有的鶴形目都是水禽且屬於早熟鳥類，根據演化樹可知（圖二），鶴形目可能是水濱鳥類的祖先。水濱鳥類的發育模式則呈現高度多樣性，其發育模式演化是遵照早熟鳥至晚熟鳥的順序，類似於整體鳥類的演化趨勢，可以推估此演化枝系中至少發生了一次晚熟鳥演化事件。

總結而言，圖二顯示在現生鳥類演化過程中，至少有五個獨立的晚熟模式演化事件。

## 鳥類演化過程中新生絨羽的演化趨勢

新生絨羽是辨識「早熟—晚熟頻譜」的特徵之一，絨羽可維持雛鳥的體溫，是鳥類在演化上為了適應多變的環境而得。晚熟鳥和早熟鳥之間新生絨羽的發育差異，可能是羽毛的巨觀和微觀發育樣式的差異所致。

羽毛巨觀發育樣式是指雛鳥「有羽區」與「無羽區」的分佈。羽毛的毛囊集中生長在「有羽區」，周圍則被裸露的「無羽區」隔開（圖三）。晚熟鳥的有羽區面積比早熟鳥的小，舉例而言，由於雞是早熟鳥，雛雞的新生絨羽幾乎覆蓋了整個身體表面；斑胸草雀（zebra finch）則是晚熟鳥，孵化時有羽區僅覆蓋了身體的一小部分（圖三）。無羽區的演化有三種可能解釋：(1)無羽區可減輕羽毛的總



圖二、鳥類演化樹以及相對應的四種主要雛鳥發育模式。此圖是由 (Prum et al., Nature 526: 569-573, 2015) 修改而得。「\*」代表是發生過一次從早熟鳥演化到半晚熟鳥或晚熟鳥的事件

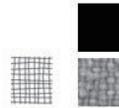
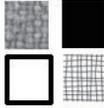
新鳥類

水濱鳥類



望外鳥類

鷹隼目



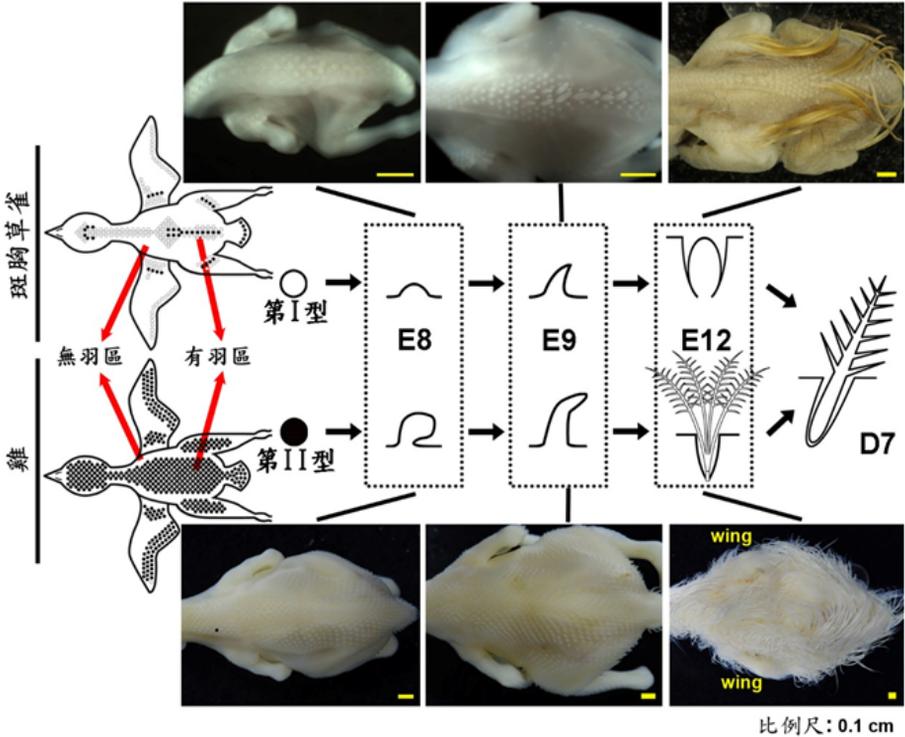
重量、(2)裸露區域（無羽區）可使鳥類更適應身體和羽毛的運動、(3)裸露區域可幫助晚熟鳥在飛行或育雛過程中調節體溫。晚熟鳥通常有比較好的飛行能力，換句話說，羽毛的巨觀發育樣式與飛行能力演化有關。

羽毛的微觀發育是指單個羽芽的發育類型。羽毛的多樣性，可以在不同發育階段，或是在成鳥的不同身體區域觀察到。飛羽可利於飛行，廓羽可以護身與塑身，而絨羽可以保暖。在鳥類發育上，大多數鳥類孵化時只有新生絨羽，隨著成長的階段，正羽逐漸取代新生絨羽。我們發現雞和斑胸草雀的新生絨羽具有不同的生長模式（圖三），這顯示鳥類的演化可能和羽毛微觀發育模式的變化相關。

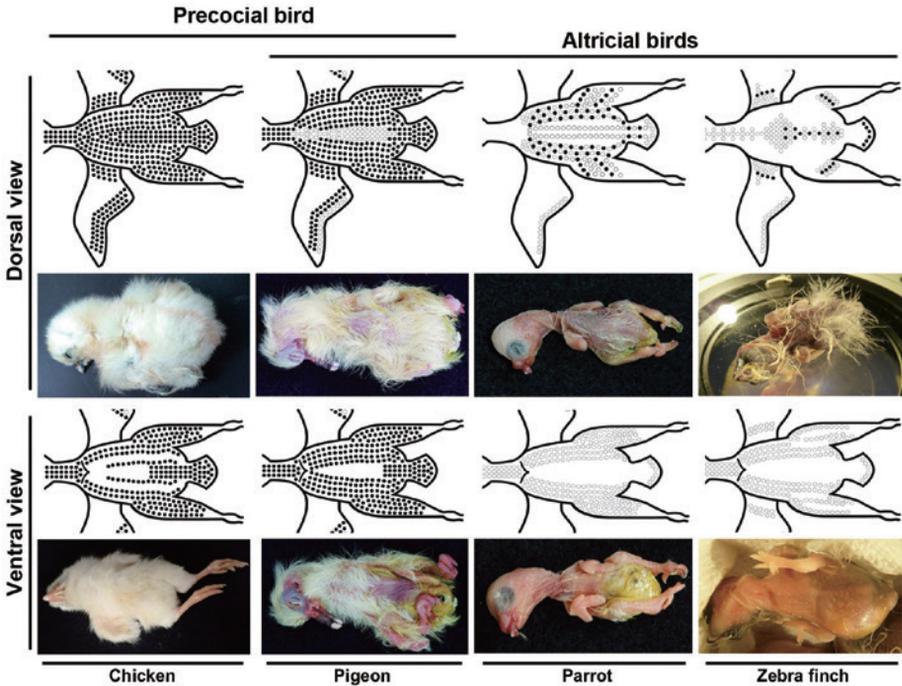
為了瞭解各種新生絨羽如何影響鳥類演化，我們回顧了相關的文獻，聚焦在主要四種（早熟、半早熟、半晚熟、晚熟）發育模式的異同。

鸕鶿（emu）是古顎下綱的一員，屬於早熟鳥（圖二）。與雞相比，鸕鶿的卵更大，需要較長的時間孵化。此外，雛鳥體型更大，並發展出獨特的前肢。但是，與雞相同，鸕鶿的幼雛的全身都覆蓋著新生絨羽，孵化後不久即可自行覓食。憑藉這些觀察顯示，早熟鳥具備相似的新生絨羽分佈和進食行為。

鴿子（pigeon）是屬於鴿鴿類，其發育模式仍有爭議。一些研究將其歸類為晚熟鳥，另一些研究則將其歸類為半晚熟鳥。儘管鴿子的幼雛需要親鳥較多的照料，但是絨羽覆蓋了幼雛大部分的身體表面（除了後腹側區域之



圖三、斑胸草雀跟雞的「有羽區」及新生絨羽發育差異的示意圖。斑胸草雀胚胎羽芽顯示了兩種絨羽發育模式：第I型發育模式不會長出絨羽（空白部位），而第II型發育模式（黑色圓圈部位）會長出絨羽。兩種發育模式的羽芽最後都會長出正羽。雞胚胎所有的羽芽都是第II型發育模式。E8、E9、E12分別是指胚胎發育的第8、9、12天。D7是指孵化後第7天。各圖中的比例尺是指 0.1公分。此圖是由（Chen et al., *Zoological Studies* 58:24, 2017）修改而得。



圖四、鳥類幼雛及其示意圖。雞（早熟鳥）、鴿子（半早熟鳥）、鸚鵡和斑胸草雀（晚熟鳥）的背視角（dorsal view）（上排）以及腹視角（ventral view）（下排）。黑色圓圈部位會長出絨羽。此圖是由（Chen et al., Zoological Studies 58:24, 2019）修改而得。

外）（圖四）。因此，我們將鴿子歸類為半晚熟鳥。

斑胸草雀（zebra finch）屬於鳥類譜系最多樣的雀形目（Passerineform）。所有的雀形目皆是晚熟鳥。斑胸草雀的幼雛的有羽區有兩種新生絨羽的發育模式：第I型羽芽直接從毛囊生長出正羽，而沒有新生絨羽的階段，導致在孵化時該區域皮膚裸露。第II型羽芽則像早熟鳥的羽芽一

樣，首先發育出新生絨羽，而後被同一毛囊中生長的正羽取代。兩種類型羽芽的正羽皆在相近的時間點發育（D7，圖三）。

虎皮鸚鵡（budgerigar）屬於雀形目的姊妹支，也是一種晚熟鳥，但是牠們新生絨羽的發育與斑胸草雀不同，這兩個物種的幼雛均沒有腹部絨羽。至於體背上，斑胸草雀幼雛已有成熟的絨羽，但鸚鵡幼雛的絨羽卻仍在發育中（圖四）。我們只能在鸚鵡幼雛腹部觀察到跟斑胸草雀一樣的第I型絨羽發育，其背部的絨羽發育機制可能和斑胸草雀的不同。

通過比較上述四種鳥類的新生絨羽發育，我們提出在鳥類演化中，新生絨羽的演化過程：新生絨羽最初覆蓋整個早熟鳥幼體。在早熟鳥類占領了大部分陸地生態棲位後，具備更佳飛行能力的半早熟、半晚熟鳥才開始出現並將其棲息地擴展到水域、海洋或高於地面的地方。半早熟及半晚熟鳥可在隱蔽的地方築巢，因此牠們的幼雛可以待在巢中生長發育，而不再需要腹側的絨羽保持腹部體溫。最後，晚熟鳥開始出現，牠們具有較高的智力並可以建立複雜的巢，提供最佳的保護，因此可以縮短雛鳥的孵化時間，並將能量重新分配給其他器官（例如消化器官）藉以加速孵化後的發育。

## 結論與展望

「早熟—晚熟頻譜」描述鳥類出生時的發育模式，而發育模式與親鳥的照料、棲息地的選擇和環境適應高度相關。新生絨羽是「早熟—晚熟頻譜」的辨識指標之一，並且與鳥類演化有密切的關係，但過去的研究欠缺大尺度的分析。

由於鳥類在白堊紀大滅絕（K-Pg extinction）後快速地輻射分化，其演化樹一直難以精確構建。完整的基因體序列有助於建構精確的演化樹，因此為了回答這個問題，科學家根據48種鳥類的全基因體構建了鳥類的演化樹。然而，物種演化樹的構建不僅取決於基因體的測序完整度，還取決於代表性物種的種類。我們所使用的鳥類演化樹（圖二）囊括了所有主要鳥類譜系，但是基因體測序完整度較低。雖然與由較完整的基因體序列但包含較少的鳥類譜系構建而成的演化樹相較之下，顯示出些許差異（例如，猛禽的親緣位置），但是兩者都適用於我們建構的絨羽演化模型。當然鳥類的演化樹可能很快就又會被修改，例如最近在雀形目中進行的大規模基因體學研究揭示了更精確的演化樹和演化軌跡。因此若能對基因體序列相對不完整的半早熟和半晚熟物種進行更完整的測序，將能增進「早熟—晚熟頻譜」的演化樹正確性。此外，積累形態描述的紀錄，也可能會改變我們的模型，由於大多數形態學數據來自野外鳥類的調查和記錄，所以很難判斷現有的數

據是在鳥類幼體孵化後哪一個時期所記錄的。而我們已經觀察到，至少在鸚鵡中，出生後新生絨羽會急劇增長，因此定義頻譜應該針對剛孵化的狀態進行判定。

羽毛發育涉及許多分子的相互作用，目前不同發育階段的主要調控因子基本上已經被研究清楚，但是其上游的調節因子和機制仍然尚待釐清。有關此議題的討論，可以參見Chen et al. (Zoological Studies 58:24, 2019)。

羽毛發育和演化的研究，開拓了我們對於複雜結構如何增進生物續存的知識。但是無論在型態或是身體上的分布，新生絨羽多樣性的重要性常常被低估。為了適應環境，有些鳥類從早熟鳥演化到晚熟鳥，然而大多數的有關早熟鳥與晚熟鳥的鑑別特徵難以定性或量化，因此長久以來難以精確地定義它們在「早熟—晚熟頻譜」的位階。新生絨羽則是辨識特徵中唯一可以定性及定量的，因此，我們對「早熟—晚熟頻譜」的演化重新做了推論。

此外，不同發育階段的鳥類個體表現出不同類型的羽毛。當幼鳥準備離巢時，大部分的新生絨羽會被替換成為正羽和飛羽，使牠們得以飛翔。而經過幾次換羽後，毛囊會衍生出具有更多功能的羽毛，以便為成鳥所用，例如偽裝、遷徙、越冬與求偶等。大多數鳥類僅會發生一次從新生絨羽替換到正羽的過程，但是替換的機制從未被子細研究過。因此，羽毛替換的研究將有助於我們探索鳥類「早熟—晚熟頻譜」演化的奧秘。

## 後記

絨毛在新生雛鳥身體上的分布是區別早熟鳥和晚熟鳥最好的指標。近年來分子生物學及基因體學的發展使我們對絨毛的演化有了相當的瞭解，在鳥類的演化史上從早熟鳥到晚熟鳥的演化至少發生過五次。但目前對絨羽發育的分子機制瞭解有限，是有待解決的問題。

## 作者簡介



### 李文雄

中央研究院生物多樣性研究中心特聘研究員，Brown大學應用數學博士，專長為演化、基因體學和生物資訊。研究範圍涵蓋分子演化、鳥類演化、基因體演化及人類演化。2003年被選為美國國家科學院士，並獲得 Balzan Prize for Genetics and Evolution。喜好音樂、文學、旅行和世界新聞。經常去體育館。



## 陳志冠

美國南加州大學凱克醫學院博士後研究員，臺灣大學生演所博士。專長為演化發生學及生物資訊，以及養鳥等小動物。研究領域包含演化生物學、發育生物學、次世代定序技術、表觀基因體學等。目前主攻羽毛的演化與發育，期待能解開更多羽毛之謎。研究之餘喜歡運動、旅行、冷知識及飼養小生物。

早熟鳥



半早/晚熟鳥



晚熟鳥

常見的一些早熟鳥、半早熟鳥、半晚熟鳥和晚熟鳥。

# 適得其所

## ——會蓋房子的現存「恐龍」

洪志銘



圖一、馬路上的雛鳥屍體。

3年前，在一個颱風過後的早晨，我在馬路旁發現1隻已死的雛鳥（圖一）。我當時不解，為何在附近沒有樹或

其它植物等可供築巢的地方，會有一副如此幼小卻又「新鮮」的鳥屍。乍看之下，牠就像隻小恐龍，餓死在6,500萬年前萬物正在枯竭的地球。數週後，在歷經另一個更大的颱風後，鄰近我家的一處小公園裡倒樹眾多。我好奇地翻弄幾棵倒樹，驚訝地發現平常不易窺見的樹冠中，藏著不少鳥巢。在1棵倒下的榕樹上，我很輕易地就發現3個鳥巢。1個白頭翁的、1個綠繡眼的、還有1個白腰文鳥的。白腰文鳥的球狀巢裡還有兩隻剛孵化不久的幼雛（圖二）。然而覆巢之下，牠們注定要面臨早夭的命運。



圖二、拾獲於倒樹上的白腰文鳥巢，其中有2隻剛孵化不久的幼雛。

在臺灣，許多鳥類於夏天繁殖，這卻也是颱風的季節。在上述的例子中，似乎鳥巢並未能提供幼鳥免於颱風侵害的庇護。但實際上，卻有更多的幼鳥因鳥巢的庇護而生存下來，不僅在臺灣，不僅於現在，更可能遠至恐龍時代。

地球上的現代鳥類種類繁多，且能建造出各式各樣的巢。有些鳥巢結構相當複雜，還可能以很精細的編織方式懸吊於細枝末端。鳥雖然沒有人類般的靈巧手指，卻能用牠們的嘴喙，編織出結構複雜的建築物，這著實令我驚嘆。但是鳥類一直以來都是這樣的「嘴」工了得嗎？我的研究團隊查閱大量的鳥巢資料，發現鳥巢能簡單到什麼都沒有（即直接下蛋在地面或其它物體如岩壁凹穴的表面），到座落於細枝間彷彿精巧杯具（圖三），甚至有數公噸重的鳥類大廈。看來有些鳥在築巢方面善於精工，有些則草草了事。我們也好奇在鳥類的演化過程中，牠們的巢是否也有所改變。

於是我們根據全世界半數以上鳥種的築巢資料，以及牠們的親緣關係進行演化模型分析，發現鳥巢結構變化在鳥類的演化過程中，大致是由最初的完全無結構到簡單的平台狀（圖四）或洞穴型，至於結構複雜的球狀或杯狀鳥巢則是到較晚的時期才出現。而且親緣關係較近的鳥類，牠們的巢結構也較相近。因此，鳥巢結構可能主要是取決於先天能力，而較少的比例則是依據後天經驗學習而得。

值得注意的是，鳥類與恐龍的關係，不單純只是後者



圖三、黑枕藍鶯位於細樹枝間的杯狀鳥巢。（拍攝者：葉佩華）

取代前者成為地球上的成功類群。目前關於鳥類的起源，最受化石證據支持的看法為鳥類是恐龍中的1個支系。換句話說，鳥類就是恐龍——恐龍目前還未滅絕！只是這些現存的「鳥恐龍」，與人們根據骨頭化石所推估出來的「非鳥恐龍」，外型相差甚遠。但是一些新證據顯示鳥與「非



圖四、黑冠麻鷺築於粗枝上的平台狀鳥巢。

鳥恐龍」，並非那麼不同。有人可能認為，鳥與「非鳥恐龍」的最大分野是前者有羽毛，而後者沒有。然而，越來越新出土的「非鳥恐龍」化石被發現具有羽毛痕跡或殘骸。但為何過去沒人發現恐龍有羽毛呢？也許是因為只有少部分「非鳥恐龍」有羽毛；或者科學家忽略了他們沒放

在心上的假設，而只關注在他們先入為主的目標。

既然鳥會築巢，那「非鳥恐龍」會嗎？研判「非鳥恐龍」可能像鱷魚（鳥類的現存最近親戚）那般，用植物在地面堆出1個小丘或是挖出個淺洞為巢，將蛋下到其中。有些恐龍種類會在巢中的蛋上覆蓋植物或沙土等巢材，形成封閉型的巢。但是恐龍巢很少成為化石，其植物巢材更是不會保存下來！

但為何所有的「非鳥恐龍」在6,500萬年前的全球生物大滅絕中消失了，鳥類卻能逃過此劫呢？更正確地講，是只有「今鳥類」（Neornithes，即現生鳥類這個支系）存活下來，因為其它中生代鳥類支系也滅絕。也許只是「今鳥類」純粹較幸運，或也許某些特徵使牠們生存率大增。1個最新研究認為：大滅絕時地球的森林被毀滅，森林性鳥類（這包含其它中生代鳥類支系）滅絕了，只剩下地棲性的鳥類，就像現今的鴛鴦、雁鴨或雉雞。食物量的減少可能也造成了恐龍餓死。在歷經大滅絕後，當植被漸漸恢復時，這些存活的地棲性鳥類歷經輻射適應，快速地分化成形形色色的現代鳥。但這項假說，還無法完全解釋為何地棲性鳥類能夠存活，而更多的鳥類與「非鳥恐龍」卻不能。有人認為這些倖存的鳥可能是以種子為主食，所以在多數植物都滅絕後，仍有較多的食物度過此危機。這似乎還是個無法令人完全信服的解釋。在此我要提出另一個可能的假說：鳥巢可能是個決定因素。

雖然有些「非鳥恐龍」被認為會築巢，牠們的巢相對於現代鳥的巢還算是簡陋。除了「今鳥類」之外的其它中生代鳥類，是否會築巢仍是未知之謎，畢竟鳥巢很難成為化石。但中生代的古代鳥類的喙喙上多有牙齒，今鳥類的喙喙則是光滑無齒。由於鳥類是用喙來築巢，我認為光滑的喙會比布滿牙齒的喙適合用來編織植物纖維成巢。所以，我大膽地推測中生代鳥類中除了「今鳥類」外，大多不太會築巢。鳥巢能保護蛋且有助於親鳥孵蛋，因此在氣候惡劣的大滅絕時期，鳥巢或許能幫助鳥成功繁殖下一代。當然，這只是一個假說，需要進一步的證據去檢驗。

上述故事暗喻著這群現存於地球上的「恐龍」，可能是憑藉著牠們繼承於祖先持續變化的築巢能力，建構出可供其幼雛與蛋庇護的家，而得以適應著不斷變動的環境，並活躍於我們的生活周遭。然而，因為人類的種種開發行為，全球的環境正以遠快於遠古時代的速度改變著。究竟這群現存「恐龍」能否憑藉著其蓋房子的能力，度過可能到來的另一次全球性生物大滅絕，這得留待到時還存活的高智慧生物去解答了。

## 後記

天地間生物展現出的不凡行為，令人驚艷。  
這些行為從何而來、為何存在，耐人尋味。  
憑藉科學研究抽絲剝繭，費人心神。  
方知一花一世界，鳥人之異幾希。

## 作者簡介



### 洪志銘

中央研究院生物多樣性研究中心副研究員，美國明尼蘇達大學博士，專長為鳥類演化。研究主題包含親緣地理學、生態與行為演化、保育遺傳學。研究尺度從全球、歐亞大陸、臺灣、到實驗室內。研究企圖是鑑古、知今、推未來。

# 當仁不讓

## ——從公民科學崛起的鳥類生態學研究

蔡佩好、端木茂甯

### 公民科學的蓬勃發展

公民科學是由一群對於某項專業領域具有興趣的一般民眾，共同參與資料收集、分析與議題探討的科學研究。目前大多數的公民科學活動，是由受過專業訓練的科學家帶領參與的民眾，共同集思廣益進行研究議題的發想，規劃並確認研究方向與資料收集方式，再由參與的公民科學家同步進行大規模、系統性的資料收集與調查。正因為這些自願參與的民眾對於研究的議題具有熱情，並有開放的心胸接受新興知識，在透過人員的培訓、實際執行資料的收集，甚至參與資料分析與結果的解讀之後，讓這些業餘的民眾逐步提升成為具有科學思考能力與訓練有素的公民科學家。生態的公民科學家通常對於特定的生物類群或生態現象充滿興趣，雖然他們並未經過專業學科的訓練，但因為自身的興趣，往往累積了非常豐富的觀察經驗，例如不少生物的新種，都是透過他們長期對環境與生態的關注

而得以發現。

近年來資訊科技的應用促進了公民科學的蓬勃發展，例如網路提供了穩定的資訊收集平台，同時也提供了即時分享與交流資訊的管道。而網路資源的普及和攜帶式3C科技產品，如全球定位系統與數位攝影的使用，更降低了收集與上傳資料的門檻，促進了一般民眾對公民科學研究的參與。網路平台同時也開啟了公民科學家與科學家對話的契機，透過快速與即時的雙向交流、回饋、溝通，不但提升研究設計的客觀性與可行性，改善資料收集的方法，也因而強化了雙方在研究上相互支持的凝聚力。網路平台上的資料管理系統，除了可以儲存資料檔案，還能設計成自動透過電腦產生視覺化的圖像與分布地圖等研究成果。這一類視覺化成果的呈現，可以讓參與者得到更多科學性的回饋，也可促使參與者更進一步的投入在公民科學活動中。隨著相關推廣教育的推動，保育的概念與行動也能隨之落實。

在國際上有許多公民科學應用於保育的成功案例，如北美洲帝王斑蝶研究組織（Monarch Watch）的長期研究。從1857年就發現帝王斑蝶會在秋天進行大規模的遷徙，志工們自1952年開始參與帝王斑蝶個體的標記工作，透過回收的資料發現牠們最長的遷徙距離超過3000公里。隨後陸續開始尋找這些蝴蝶的誕生地、研究遷徙的時間與停留地點、分析族群的死亡率以及遷入率，並且更進一步了解這些蝴蝶在地理分布上的改變。這些研究成果促成牠們度冬

地的保護區劃設，以及對其幼蟲主要食物來源的馬利筋植物的復育等工作，對帝王斑蝶的保育具有極大的貢獻。

在臺灣也有一群為生態與環境付出努力的公民科學家，他們針對不同生物類群進行長期的基礎調查，並對外來種與人類活動的干擾進行監控。例如由東華大學楊懿如教授於2002年開始組織的臺灣蛙類調查活動，從最初由桃園七所小學的教師參與，到近幾年600多位志工在臺灣各地進行固定月份的蛙類相普查。所累積的資料，不僅可以反映物種與棲地間的關係，更在蛙類調查的同時進行了外來種斑腿樹蛙的移除工作，進而保護原生蛙類的生存空間。這些將近二十年的長期調查資料，建構了極為完整的臺灣蛙類分布資料庫。除了定時定點的調查工作所建構的資料庫之外，尚有一個著名的「臺灣動物路死觀察網（又名路殺社）」——藉由一般民眾在日常生活中，回報公路沿線意外遭車輛撞擊死亡的動物屍體，透過這些資料歸納出動物路死事件發生的熱點，進而整理出動物主要生活範圍與交通要道重疊的區域。透過這個資料庫，可針對特定區域設立告示牌與利用App提供語音警示提醒，以減少車輛撞死野生動物的悲劇。

除了上述有關昆蟲、蛙類以及涵蓋許多野生物種路死的公民科學研究之外，由於賞鳥活動在世界各地相當盛行（如圖一、圖二賞鳥解說活動），且生活中時常可發現鳥類活動的蹤跡，便於隨時隨地觀察，因此鳥類相關的公民科學活動也相當多元。在公民科學研究的發展中，有許多



圖一、筆者於2010年參與第六屆亞洲猛禽研討會的賞鳥活動，觀察蒙古國當地草原環境常見的猛禽（A）。利用人為電塔建物進行繁殖的獵隼（Saker Falcon）之鳥巢與幼鳥（B）。（攝影者：楊明淵）



圖二、高雄鳥會舉辦的金門冬候鳥觀察的賞鳥活動。（攝影者：楊明淵）

長期的鳥類資料蒐集平台，例如在美國有百年傳統的聖誕節數鳥（Christmas Bird Count）活動，在加拿大針對貓頭鷹、在英國針對大型庭院鳥類的觀察，以及全球性的賞鳥紀錄平台（eBird）等。因為有這些鳥類的長期觀察與紀錄，透過資料不斷地累積與網路資訊的公開與普及化，進而擴展了鳥類生態學研究的深度與廣度。

## 公民科學與鳥類生態學的結合

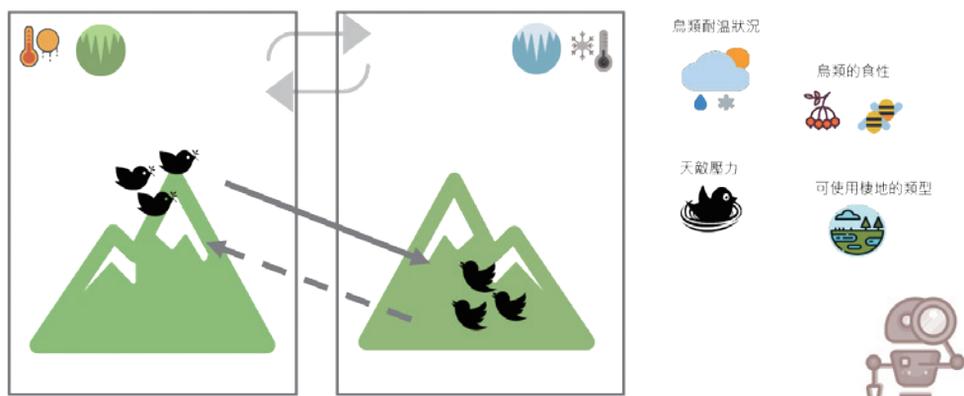
鳥類的分布與活動被認為與環境、氣候甚至是人為活動與開發有很大的關係。影響鳥類適應環境的機制與人為活動的衝擊，一直是科學家們感興趣與重視的問題。透過鳥類的各項生物特徵或地理分布資訊，探討環境對於鳥類的影響機制，即屬於鳥類生態學的研究範疇。例如，在加拿大的長期鳥類調查中發現，旱災、水災與大火等極端事件會造成當地鳥類數量的減少。許多鳥類也被發現可能因為氣候的變化和食物資源的變動，會如同游牧民族一般成群移動到合適的地區居住，移動的距離可能橫跨數千公里。然而全世界的鳥類種類超過一萬種，全球各大洲皆有分布，即使在冰天雪地的南極洲也有鳥類的踪跡。如果要進行大規模且長期的鳥類生態學研究往往是一項難以克服的挑戰，除了需要龐大的經費支持，也需要大量具備專業知識的調查人員才能達成。值得慶幸地，由於近二十年來公民科學的興起，公民科學家就好比科學家的分身，這些分身帶著專業的技能在世界各地進行資料的收集，可以在短時間內進行大尺度的同步調查，因而突破傳統調查與研究所需的人力物力的限制，共同攜手在科學研究上締造新局。

## 達成不可能的任務——美洲鳥類長距離遷徙的秘密

eBird是目前全球最主要的觀察鳥類的公民科學交流平台，是由美國奧杜邦學會（The National Audubon Society）以及康乃爾鳥類學實驗室（Cornell Lab of Ornithology）在2002年共同建立。此平台提供世界各地的賞鳥者記錄並上傳觀察到的鳥類物種，直至2019年五月已累積了5億多筆的鳥類觀測紀錄，並以每個月上百萬筆的紀錄持續增加中。康乃爾鳥類學實驗室的 La Sorte博士與他的研究團隊利用eBird資料庫中不同鳥種的每日紀錄資料，結合紀錄當地的氣象資訊，歸納出西北半球118種鳥類在不同季節的遷徙路徑，以及環境因子對遷徙路徑的影響。他們發現在遷徙的過程中，不同鳥種在面臨跨越海洋的障礙時，會因應季風與地景的環境條件，使用不同的遷徙路徑。例如秋季時的風向較不利於鳥類往南遷徙，所以當鳥類要從北美飛越墨西哥灣的海洋時，會仰賴低氣壓系統所產生的風，因而會以逆時針的遷徙路徑抵達目的地。然而到了春天，當地的風向則是有利於鳥類順著風移往北邊的陸地，遷徙路徑呈現和秋季相反的順時針環狀結構。這個具有突破性的研究成果，便是仰賴公民科學家們長達12年並涵蓋了北美洲至南美洲610萬筆的鳥類觀察紀錄。

## 逐海拔的水草而居——鳥類的海拔垂直遷徙

除了跨緯度的長距離遷徙，許多居留在山區的鳥類也會隨著季節在不同海拔的區域間往返移動。由於高海拔區域冬天的低溫且較缺乏的食物資源，居住在高海拔地區的鳥類往往在冬季時會遷徙到較低海拔的區域越冬。然而有不少鳥類卻反其道而行，到了冬天反而往更高、更冷的地方移動。這樣違反常理的行為，引起了許多鳥類行為與生態學家的好奇心，想釐清到底是什麼原因影響了鳥類海拔垂直遷徙。由於山地生態系較易受到土地利用變化以及氣候變遷的威脅，了解鳥類的海拔遷徙行為不只滿足科學家的好奇心，也可以透過鳥類對環境改變的反應，評估在氣候變遷下的適應能力，藉此制定保育策略。然而傳統的研究方法依賴專業人員進行鳥類繫放與標記的工作，需耗費



圖三、影響山區鳥類海拔遷徙行為的相關因子的探討。

大量的人力與物力。即使近年應用無線電或衛星追蹤器，或是透過分析鳥類組織中的穩定同位素比例以追蹤個體的移動，仍難以同時針對大量鳥種進行跨山區，甚至是全球尺度下的研究。為了突破這樣的限制，我們利用eBird資料庫中於全球不同山區所收集的鳥類觀察紀錄，分析各鳥種在不同季節的海拔分布變化，再結合鳥類形態、行為與生態上的特徵，以及山區的環境因子，試圖釐清影響鳥類海拔遷徙行為的機制（如圖三）。

### 水泥叢林的拓殖者——都市鳥類的適應

目前全球已有超過半數的人口居住於都市，且都市人口的比例預期將持續增加。尤其在許多生物多樣性資源豐富的發展中國家，自然棲地受到都市化的威脅更加嚴重。在人類經歷從鄉村遷移到都市生活的轉變時，隨著都市的擴張，其他生物也同樣面臨了適應都市環境的挑戰。如同有的人偏好鄉村環境，有的人喜好都市生活，有些鳥類只能生活在遠離人為干擾的自然棲地，有些鳥類卻快速適應了人造環境。例如常常可見到在騎樓築巢的家燕，現在已經幾乎不再利用天然的洞穴進行繁殖了。為了了解鳥類對於都市環境的適應，並評估全球都市化對鳥類多樣性的衝擊，我們利用eBird資料庫中的觀察資料，分析全球近100個城市中的鳥類組成，探討鳥類的食物種類與繁殖行為等特徵，如何影響牠們對城市中水泥叢林的適應能力（如圖

四，適應都市的猛禽）。同時也探討城市的物理環境（例如綠地面積與分布）、生物組成（例如外來種的數量）、社會經濟條件（例如人口密度與國民生產毛額）等等因素，如何影響城市所能支持的鳥類多樣性。研究的結果不但有助於我們瞭解鳥類如何適應新興環境，也將能應用於創造生物多樣性友善、永續發展的都市環境。

## 我們與公民科學的距離——從素人蛻變成為鳥類公民科學家

新興公民科學的研究突破了傳統的限制，研究成果的發表更是在2010年之後呈現快速的成長。這些知識的傳遞，更增進了一般民眾參與公民科學活動的意願。要解決現今許多環境變遷衝擊的議題，都是需要跨越不同國家或是地理區域的研究作為基礎，並仰賴各國政府、非政府組織、學術研究單位，甚至公民科學家的合作。以臺灣參與的國際合作為例，全球黑面琵鷺回報系統與保育網是多方合作的極佳典範。黑面琵鷺是被國際自然保育聯盟（IUCN）列為世界瀕臨滅絕的保育類鳥種，數量在全球剩下不到4000隻，所棲息的濕地環境也面臨到破壞的威脅。由全球保育人士與公民科學家的回報觀察紀錄發現：近二十幾年來全球族群中約六成的個體會固定在臺灣的臺南四草濕地越冬。因此保育組織開發了「黑琵計算機App」，讓全球各地的保育人士或賞鳥民眾在捕捉到已被



圖四、適應臺北市大都會環境的猛禽——鳳頭蒼鷹（Crested Goshawk）於臺灣大學校園綠地築巢的情形（A）。生存於都市中的鳳頭蒼鷹以捕食環境裡常見的老鼠為食物來源（B）。（攝影者：楊明淵）

標記身份的黑面琵鷺身影時，透過App的資訊更新，就可以快速的得知這隻個體的身份、曾在哪裡被繫放、飛行經過哪些地區等資訊，同時也上傳目擊的紀錄。這些累積的紀錄，將來就能幫助鳥類學家了解黑面琵鷺的分布與遷徙的路徑，也便於提供保育相關單位擬定政策時的參考。藉由一個透過手機App上傳的簡單動作，每個人都可以做為黑面琵鷺的守護者。因此要成為公民科學家並不困難，只要擁有熱情、對於自然充滿好奇心，願意踏進大自然，並善用適當的工具，便可在參與過程中培養興趣並增廣智能，人人都有機會成為下一位公民科學家！

## 後記

生物多樣性研究中心的「臺灣生物多樣性資訊機構」已整合並與全球使用者共享近500萬筆的物種出現紀錄，其中近七成為公民科學家的貢獻。期待大家加入資料收集的行列，也一同探索由這些資料所開起的嶄新科學研究與決策支援應用。

## 作者簡介



### 蔡佩好

撰文時為中央研究院生物多樣性研究中心空間與生態聲學研究室研究助理，國立臺灣大學碩士。喜愛鳥類，尤其猛禽，曾擔任臺灣猛禽研究會的第五屆理事。現為臉書「鳥事Birds'」粉絲專頁的共同經營者，致力於推廣鳥類生態科普知識。



### 端木茂甯

中央研究院生物多樣性研究中心助研究員，代理系統分類與生物多樣性資訊專題中心執行長，美國密西根州立大學博士。其研究在於瞭解生物多樣性的時空動態變化及影響機制，尤其關注環境變遷對生物多樣性的衝擊。



生態保育的具體回饋，是民眾得以就近欣賞生活周邊的這些美麗生物（碧潭岸邊的夜鷺）。

# 亦俠亦盜

## ——竹林在生態系的角色

邱志郁

很少有植物像竹子一般，不但全株上下所有部位皆可被利用，且徹底融入了人們的生活文化。竹子四季長青，身形筆直英挺，莖桿中空有節。在歷代文人彩筆競相揮舞之下，已被塑造成為東方文化裡謙沖自牧、高風亮節的君子象徵。

在一片歌詠聲浪中，極為特殊的異端，莫過於曾任中央研究院總幹事，且被視為近代傑出地質博物學家丁文江先生所寫的一篇〈諷竹詩〉：

竹似偽君子，外堅中卻空。  
成群能蔽日，獨立不禁風。  
根細善攢穴，腰柔慣鞠躬。  
文人都愛此，聲氣想相同。

寄興寓情將竹子貶斥成一無是處的偽君子。竹子外表看似堅韌，實際卻一無內涵。結黨聚群時遮天蓋日，落單

失勢時搖擺不定毫無擔當。一方面工於心計鑽營逢迎，同時又身段靈巧屈意奉承。偏偏讀書人都樂於和此類偽君子為伍，簡直是聲氣相求有志一同。詩中生動地描寫了竹子的外觀和生態特性，將竹子擬人化，並更進一步賦予了人格化的特質，藉此譏諷趨炎附勢、欠缺風骨的知識份子。

丁先生身處清末民初的亂世，學貫中西。長年於各地考察地質又關心社會活動，想必對虛偽邪佞、朋黨比周的無品文人深惡痛絕。另一方面，也跳脫固有思維，批判了自古以來學者墨守成規、因循苟且的毛病。無論如何，能夠單槍匹馬，以如此犀利的鴻筆力戰傳統認知，自然是見解不凡的絕妙傑作。

本文嘗試以科學的角度，剖析竹林土壤的特性，並從中體驗竹林在生態上，正反兩極截然不同的評價。

依據竹子生長的模式，可簡單分為直立叢生的叢生竹、具備匍匐地下莖的散生竹、兼具叢生和散生性質的中間型竹子等三種類型。散生型竹種可藉由匍匐地下莖往外蔓延、侵入鄰近區域，此類竹林在臺灣主要是以孟宗竹和桂竹為代表。叢生型竹種的地下莖則僅侷限於竹稈的基部，形成密集束生的竹叢，並不會侵入鄰近林地，此類竹林主要以綠竹、麻竹、刺竹為代表。由於現代科技在應用材料的不斷開發和創新，加上工資昂貴，原本許多竹製生活用品（包括燃料、竹編容器、竹材家具、建材），目前都被其他人工合成材料所取代，砍伐竹稈已近乎無利可圖，目前臺灣竹材周邊的產業也連帶一併衰退沒落。以致



一如往昔 側身狹小縫隙  
卑微緩緩挪動身軀  
悄悄瞻仰高雅光潔的妳  
稍探出頭 即已無從迴避  
是曙光見證的誓言  
讓妳看到我的全力以赴

（〈春雨初筍〉，原載《秋水詩刊》，154期（2012）。竹筍一旦冒出土面，即可迅速抽長成竹。竹筍遂蘊涵了沉潛修持，蓄勢待發的象徵。左圖為臺灣的綠竹筍，右圖為江蘇的孟宗竹筍。孟宗竹竹筍帶毛，中國大陸俗稱之為「毛竹」）

於一般民眾對於竹子的依賴和情感已不如往昔濃厚。即便如此，竹林在生態環境上仍具備重要作用。竹林密佈糾結的根系，可緊抓土壤，發揮防風、防地滑、鞏固河堤邊坡、防止水土流失的重要功能。本文分別以散生型與叢生型的竹子為例，探討不同竹林對於土壤生態的長期影響。

## 孟宗竹林促使土壤劣化

孟宗竹具備地下走莖，可蔓延到鄰近的林地，屬於散生竹。竹筍露出地表後，可生長迅速抽長達到樹冠層（筍的造字甚為有趣，正是意味只需一旬的時光，筍即可成竹），獲取充足的陽光，便可立於不敗之地。竹子侵入林地後，能逐漸佔滿林間的孔隙，造成林木幼苗無法獲得光線而枯死，長期而言，將造成林木無法藉由種子自然更新繁衍，森林遂逐漸衰退被竹林取代。

臺灣中海拔山區，例如南投溪頭附近的道路沿線，分布大面積的孟宗竹林。這些孟宗竹呈現蠶食的方式，逐漸侵入鄰近的林地。百年前，由中國大陸所引進的孟宗竹，喜好較為涼爽的氣候，儼然成為臺灣中海拔山區的外來入侵植物。孟宗竹林侵入林地的現象，不但是造成生物多樣性下降，究竟對於土壤又造成了什麼樣的影響？

一般竹林的經營生產，首重於採集竹筍和砍伐竹材。採集竹筍需翻動土壤，這種類似於農田的耕耘作業，會加速土壤中有機物分解。再者，頻繁砍伐竹材，也造成有機

物被剝奪。長期而言，竹林無法像森林般持續累積腐植質，竹林土壤有機物含量是逐漸減少，而呈現地力退化的現象。

除了土壤有機物含量減少之外，還有土壤有機物組成結構改變的問題。

竹子為草本植物，枝葉枯落物的成分在土壤中較易於分解。竹子枝葉易於分解的特性，雖有助於提升養分的利用效率，但卻無法補充耐分解性的有機物，使得土壤有機物的品質和含量日漸衰竭。

我們利用核磁共振、光譜分析、化學定量等技術，證實竹林枝葉枯落物的成分，是以碳水化合物為主，在土壤中較易於分解。相對而言，杉木林枝葉含有較高量的木質素、單寧、蠟質、樹脂構成的烷基碳，則是屬於耐分解的物質。杉木林可透過枝葉枯落物，將耐分解的成分補充到土壤中，維持土壤腐植質的穩定性；但竹林並不具備此種條件。竹林的枯落物原本就易於分解，經常翻動竹林土壤更促進有機質分解。

竹林土壤中易分解性有機物的比例增高，但耐分解性有機物比例降低。這除了和竹林枝葉易分解性有機物的比例較高之外，也和竹林土壤經常被翻動的因素有關。鬆土挖掘竹筍的過程，不僅促進易分解性有機物分解，也一併促進了耐分解性有機物的分解。基於竹林無法補充耐分解性有機物，久而久之，耐分解性有機物的比例日益下降。

耐分解性有機物在土壤中的功能，是可糾結土壤礦物





筆挺的身影 捍衛了堅韌的標記  
誰又視得我空洞的內心  
緘封一個  
始終未能寄出的 愛的期許

反覆的晴雨 洗練了流逝的青春  
誰又識得我心底的情語  
夢斷一個  
無法開釋宿命的 心的囹圄

昔日細雨 猶似當今  
點點滴滴 是無心還是有心  
若是無心 該如何遮掩  
一個又一個 心結  
若是有心 又怎堪道語  
一截又一截 心虛

（〈秋雨孤竹〉，原載《秋水詩刊》，154期（2012）。竹子莖桿筆直，中空有節，常被賦予寄興寓情的想像。刺竹耐旱又耐鹽鹼，在臺南高雄一帶俗稱月世界的惡地，刺竹幾乎是當地僅能存活的高等植物。）

形成團粒狀結構。土壤團粒間所存在的孔隙，則是構成通氣和排水的管道，長期確保土壤具備保水、透氣、蘊含養分的功能。

土壤有機物具備保持養分和水分的 ability，其功能有如水庫蓄水。暴雨所挾帶的地表水，雖可迅速補充水庫蓄水，但此種水源來去甚快，且挾帶泥沙，不利於水庫的健康。相對而言，山林地表腐植層根系密佈的滲流水和透過地下岩層所供應的湧泉，才是確保長時期穩定供應的水源，讓水庫免於乾涸的重要依靠。森林常被比喻為綠色的天然水庫，森林所扮演截留雨水的功能，是透過深厚且富含有機物的土壤，撐起由地表通往地底的密佈孔隙，使得雨水能夠緩慢滲入土壤深處、岩層，進而補充地下水的供應。耐分解性有機物在森林土壤中不易被分解，可穩定地維持土壤孔隙結構和其伴隨的生態機能。倘若耐分解性有機物持續耗損，將無法支撐土壤孔隙結構，逢豪雨易造成地表逕流，進而侵蝕表土。

是故，土壤中耐分解性的有機物，不僅可以維持生態系的功能，更在保全自然環境的抗旱防澇上極為重要。令人遺憾地，孟宗竹竹林的土壤有機物無論是在質和量皆呈現耗損的現象。孟宗竹林的集約經營，實質上增加了二氧化碳的淨排放量，不但無助於減緩全球暖化的現象，更造成土壤劣化，進而喪失土壤通氣、保水、抗旱、保持養分等維持生態環境穩定的功能。

## 刺竹林改善惡地土壤

臺南左鎮、龍崎、高雄田寮一帶，是俗稱月世界的惡地。當地由泥岩所形成的土壤，呈現高鹽鹼性，不適合植物生長。加上質地黏重，乾旱時堅硬，雨季濕滑。又因透水性差，不易往底層滲漏，逢雨易形成地表逕流沖蝕表土，形成裸露崎嶇地形，遂有月世界之稱。日據時期此地開始引進種植刺竹林。目前以北向坡造林較為成功；南向坡則因向陽之故，土壤相對乾燥，多半維持裸露之地表。

比較南向坡的裸露地和刺竹林土壤的理化性質及微生物生質量，皆顯示刺竹林造林明顯改變了惡地土壤。

刺竹林土壤之微生物生質碳氮量、水溶性有機態碳素量皆顯著高於裸露地土壤。土壤中易分解型態及耐分解型態的碳素量，皆是刺竹林高於裸露地，尤其是易分解型態碳素量增加更為明顯。顯示刺竹林的枯枝落葉分解的過程中，可積極貢獻易分解型態的碳素，並累積少量耐分解型態的碳素於土壤中。

刺竹林在惡地環境中扮演關鍵的先驅植物，刺竹林所貢獻的有機物，可改善土壤物理化學性質，包括提升土壤保水性、通氣性。也因為增添了土壤孔隙，有助於排水和洗去土壤中的鹽鹼成分。透過土壤性質的具體改善，營造後續植物演替的客觀條件。宏觀而論，刺竹林造林是有效改良惡地土壤的經營策略。

對照上述孟宗竹林侵入鄰近林地，導致土壤有機物



為了讓你認出 我  
祈求上蒼  
賜予不變的模樣  
無論在多少年後  
無論是又過了多少年  
即便我已不再能言語  
如果你願意聆聽  
依然可以憶起 我  
身心交瘁碰擊時  
清亮單薄的悲鳴

（〈夏雨竹籬〉，原載《秋水詩刊》，154期（2012）。竹子從嫩到老，除了顏色的變化之外，外觀並無太大改變。甚至加工製成器物，依稀能夠維持原有的模樣。寄寓人世，任何人都無法規避天命的定數，但是透過具體的文字書寫和行為修持，卻可讓形象記憶和精神感召長久留存。）

質量日益減損的現象，孟宗竹林和刺竹林兩者，對於土壤有機物品質和含量變化的影響效果，可謂有天壤之別。其間看似矛盾，道理實則相通——除了孟宗竹林因竹筍經濟價值較高而經常翻動土壤，導致有機質加速分解的因素之外，竹子枝葉易於分解的特性，貢獻於竹林土壤的是以易分解型態為主的有機物，相較於針葉或闊葉森林，竹林難以補充土壤中的耐分解性有機物。以致於刺竹在瘠劣地土壤中，對於土壤有機質的累積有初始的增進效果，但長期而言，單憑竹林的自然繁衍，對於土壤中耐分解性有機物的累積效果則較難以預期。

## 亦盜亦俠

評量竹林在生態上扮演的角色，似乎既是盜賊也是俠客。

孟宗竹林侵入繁榮昌盛的森林，生意盎然卻無力累積精緻的資產，恣意揮霍原本蓄積優渥的土壤有機物，彷彿是生態系的盜賊。

刺竹林進駐滅絕無赦的惡地，積極展現生命熱情和活力，具體而微地貢獻極度欠缺的有機物。讓嗷嗷待哺的貧瘠土壤展現生機，儼然是生態系的俠客。

篇首介紹丁文江先生對於竹子的強烈批判，和傳統認知有著截然不同的評價。兩者間的矛盾，出自於見解高度的落差。這就像旅行的體驗，即使是相同的旅程，隨著



一生細心輕捧 不堪言明的宿命  
層層眷戀 悄悄緊裹秘語  
那掏盡心肺的絕響  
糾結幾許屏息凝視  
縱然只是穿插歡欣的瞬間  
縱然只是點綴榮耀的雲煙  
怦然心驚 是為了不讓相忘  
幸福的約定  
繽紛飄雨  
是我燃盡生命 墜落的形骸

（〈冬雨爆竹〉，原載《秋水詩刊》，156期，2013）。爆竹名稱的由來，是焚燒竹桿時，竹桿內的空氣受熱爆裂，發出的巨響類似火藥爆炸而得名，可為喜慶增添熱鬧的氣氛。爆竹，本質上也隱含了竹子由生至滅，對人類文明所提供的貢獻。是形形色色，由具體到抽象所凝聚醇釀的文化意涵。歲暮飄雨的天空，驚起爆竹震耳聲響。歡騰喜樂之中，誰又瞧見年歲逝去的悲涼？吾輩當常懷惜福感恩之心，感念前人犧牲奉獻提攜之情。）

搭乘交通工具的差異，衍生不同的體驗。傳統文化中的文人，是搭乘華麗馬車，心境爛漫而幽雅；丁先生則是搭乘雙層巴士，感受刺激而暈眩。

人們見識南投溪頭山間修竹綿延，只覺氣象一新神清氣爽。於是感嘆君子理當效法孟宗竹力爭上游，卻忽視知識份子常高居上位，結黨營私宰制優勢的政經資源，遺忘了民間疾苦。即使是號稱集合最聰明人士的學術界，何嘗不正也是如此？

人們見識月世界惡地的凋敝殘破，尤其是刺竹枝條滿是倒鉤尖刺，更是讓人「懼」而遠之。於是警惕君子惡居下流，卻未曾留意刺竹勇於承受逆境，猶如原野英豪胼手胝足，開創無情世界於有情。

自然生態的奧秘，蘊涵無盡的真理和智慧。科學研究的體現，也在於以科學的方法，以淺顯易懂的語言文字，解析其中難以參透的玄機。竹子本質上既非聖賢，亦非無惡不作的盜賊，但竹子自古以來在凝聚文化資產上，具備無法抹滅的貢獻。丁先生當然熟諳此間道理，只是他能以過人的敏銳眼光，破解人們過多浪漫的憧憬，從而喚起知識份子應有的良知和反思。

隨著都市化的發展，原本居家前後竹林環繞的田園景觀，現今已不多見。昔日與民眾生活息息相關的各式竹製器材用具，更已被工業產品取代而褪去身影。但竹子始終在山野中挺立，是深植於傳統文化土壤中的強勁生命力，以傲然長青之姿挺過風雨飄搖，形塑出堅毅奮發不已的相

貌。糾結國人心底，分歧而多樣的遐思和鄉愁。

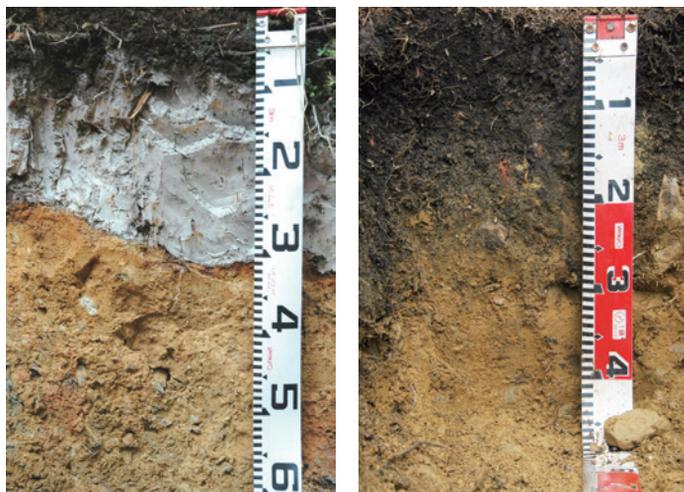
（本文由作者原作〈竹林〉加筆改寫。原作刊載於2017年  
《農業世界雜誌》404期。）

## 後記

土壤，承載著生命的萌動和歸宿。

多元、豐富的機能，更厚實文化和科學的底蘊。

讓拙樸的舞台，洋溢驚訝和精彩。



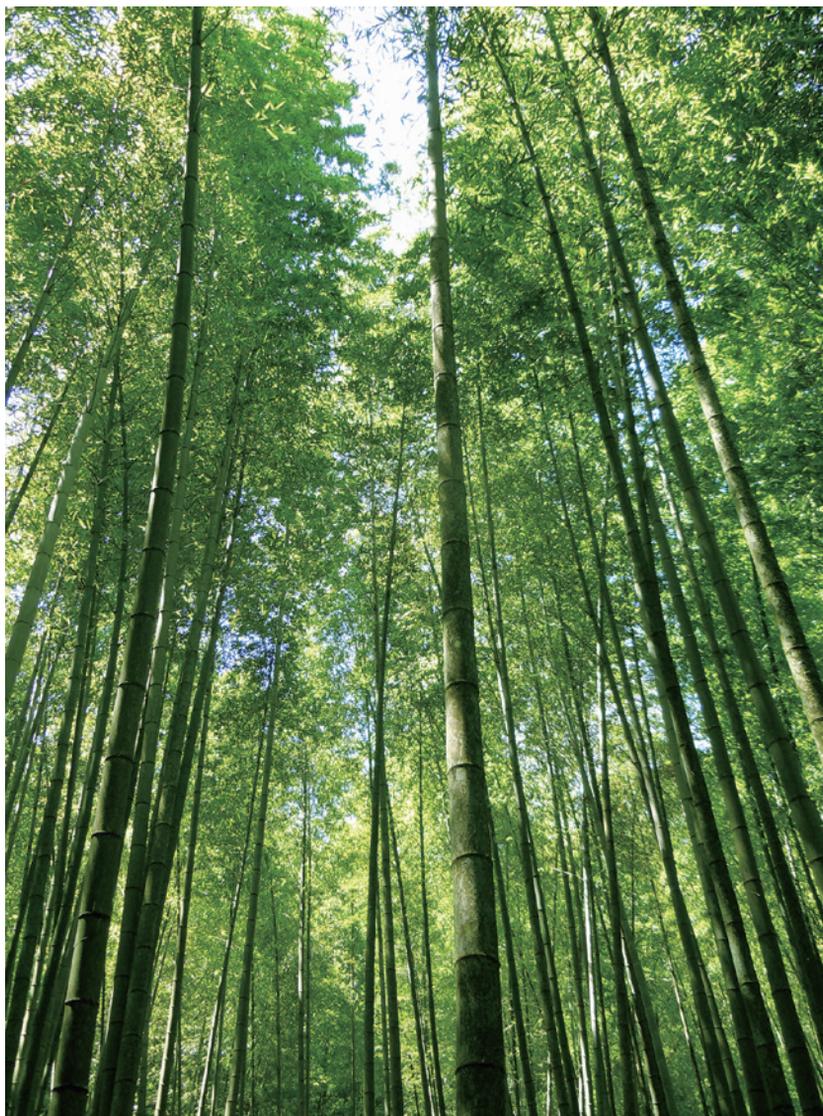
（氣候和植被，孕育不同樣貌的土壤。根據土壤剖面，足以推論自然環境的長期演變，以及人類活動所造成的影響。棲蘭人工檜木林土壤（左），位於低溫潮濕的高山環境，酸性的腐植物質在雨水長年的浸潤下，將土壤中的鐵質往下淋洗，形成類似漂白的現象。原本地表堆積深厚的腐植層，已隨林木砍伐而流失。溪頭孟宗竹林土壤（右），相對海拔位置較低，腐植物質易於分解，且因採筍經常翻動土壤，更加速有機物的耗損。圖中尺標數值單位為10 cm。）

## 作者簡介



### 邱志郁

中央研究院生物多樣性研究中心研究員，日本筑波大學博士，專長為土壤生態。研究範圍涵蓋紅樹林、海岸林、低中高海拔森林，幾乎踏遍臺灣所有離島。喜好文學和歷史，業餘受邀為數個雜誌撰寫科普專欄，推廣生態保育理念。曾受中華郵政之邀，規劃發行臺灣高山湖泊郵票及專冊。



修長綿延的孟宗竹林，揮灑了溪頭、竹山典雅的風景線。

# 有「構」厲害

## ——植物學家的太平洋人類學之旅

章璿、鍾國芳

### 最常見卻最視而不見

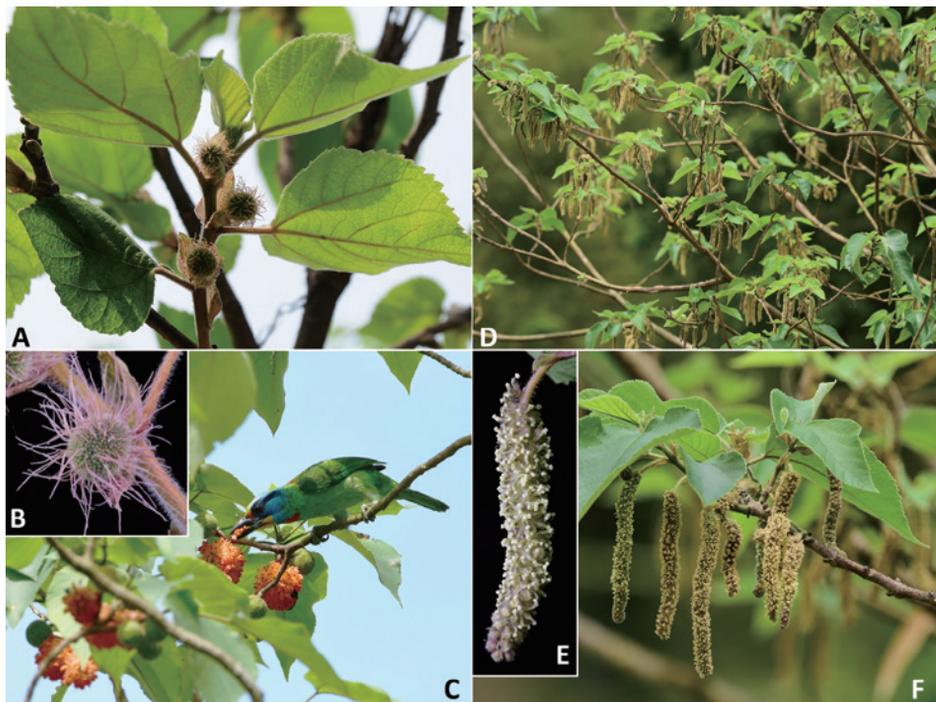
知道臺灣最常見的樹木是哪個種類嗎？在你時常行經的路旁、牆角、人行道，或偶而路過的荒地、河岸、山徑旁，「構樹」在臺灣的都市鄉村可說是無所不在（圖一）。你可能叫不出「構樹」的名字，但這種在臺灣最常見、卻最視而不見、彷彿無足輕重的植物，在人類文明發展的歷史上與太平洋考古人類學研究上卻具有極為重要的意義。

構樹（*Broussonetia papyrifera* (L.) L'Hér. ex Vent.）是雌雄異株的植物（圖二），原生在中國黃河流域以南到越南北部以及臺灣。構樹的葉子形態雖然多變（圖三），但由於構樹隨處可見，還是很容易能掌握辨識構樹的氣質。構樹大樹上的葉子常為卵形或三至五瓣的掌狀裂，而由小樹或萌櫟苗長出的葉子則常常呈現不規則的深裂；構樹葉面、葉柄與幼莖上均被毛，質感粗糙，富含纖維，為梅花鹿、山羊喜歡的食物，因此臺灣民間慣以鹿仔樹稱



圖一、構樹生長在路旁、荒地、牆縫，是臺灣最常見但人們最視而不見的植物。

之。初夏時，構樹的聚合果成熟，橘紅色鮮豔的果肉柔軟多汁，吸引大群的各式鳥類及小型哺乳動物前來覓食，為低海拔各種動物的夏日饗宴（圖二C）。



圖二、構樹是雌雄異株的植物：A. 雌構樹開花的枝條、B. 構樹的雌花組成頭狀花序、C. 五色鳥取食構樹果實、D. 盛開的雄構樹植株、E. 構樹雄花組成葇荑花序、F. 長滿葇荑花序的構樹枝條。

## 打樹成衣

人類利用構樹的歷史十分悠久，《詩經》小雅·鶴鳴中傳世的「爰有樹檀，其下維穀」中的「穀」字指的便是構樹，此詩句述說「濃密的檀樹林下長了低矮的構樹」，以兩種多用途的植物來比喻人才，有招才納賢之意。構樹確實全身是寶，在臺灣，構樹除了是養鹿人家的最愛，亦



圖三、中央研究院院區附近構樹葉子形態的多樣性。

可用於餵豬；構樹種子、葉、乳汁、甚至樹皮都可入藥。由於生長快速，構樹也廣為世界各國引入做為綠化樹種，也在許多地區變成入侵植物。不過構樹對人類最重要的用途，在於它樹皮內層中極長的韌皮纖維，為極佳的纖維作物。根據古籍記載，中國南方人以構樹皮製造強韌的紙張用以印製鈔票，所以構樹另有一別稱為鈔票樹。因極高的利用價值，構樹很早便傳入日本及歐洲。

三國時代吳國人陸璣在《詩疏》中以「今江南人績其皮以為布，又擣以為紙」註釋詩經小雅·鶴鳴文句中的「穀」字，「擣以為紙」指的是以構樹皮製成的紙張，傳

至今日，構樹仍是「棉紙」的主原料，但「績其皮以為布」中的「布」指的是什麼呢？民族學者凌純聲考據古代文獻中的記載，推論「布」字係指「榻布」，是以構樹樹皮製成的「樹皮布」，凌純聲進一步推論，史載東漢蔡倫發明的造紙術，其實是受到中國南方樹皮布文化的啟發。

「樹皮布」是植物樹皮經槌毆拍打所製成的無紡織布（圖四）。樹皮布文化廣泛分布在西非、東南亞、太平洋、中南美洲等地，但以太平洋島嶼最廣為人知。樹皮布的主要原料為桑科植物，如麵包樹屬（*Artocarpus*）、榕屬植物（*Ficus*）等，但構樹是太平洋地區製作樹皮的上選，其成品的品質也最佳。

在西方紡織品傳入前，樹皮布是太平洋島民日常生活的基本所需，可用於衣著、家居布置、打扮裝飾及藝術創作。在佐以語言學資料後，凌純聲認為《史記·貨殖列傳》中的「榻布」應該就是太平洋原住民所稱的tapa（圖五）。

在西方文獻中，tapa最早見於十八世紀英國庫克船長橫渡太平洋的航海日誌，庫克提到，大溪地人的「布」是由樹皮製成的，當地人稱之為tapa，tapa主要製作原料來自一種他們細心種植照料植物的樹皮，當地人採收該植物樹皮，將之浸水，再用由硬木製成有溝槽的「打棒」（beater）把樹皮拍打製成非常細緻的布，提供大溪地人在日常生活、儀式、慶典之所需（圖五）。庫克船隊中隨行的植物學家Solander指出當地種來製作tapa的植物就是中國



圖四、巴布亞新幾內亞Oro省Tufi原住民身著傳統服飾手持打棒製作「樹皮布」。



圖五、在2018 Tufi Tapa and Tattoo慶典中穿著傳統「樹皮布」衣飾的巴布亞新幾內亞Oro省民。

人用於造紙的構樹。庫克船長的航海日誌除了描述樹皮布的製作，也提及構樹廣泛栽植在玻里尼西亞各島嶼。

儘管中國古書中多有記載，但以槌氈拍打製成的「榻布」對我們來說已是無從想像的遙遠；然而tapa對於太平洋地區的原住民「南島語族」而言，卻曾是日常生活的必需及文化上無可取代的象徵。

## 南島語族的遷徙與擴張

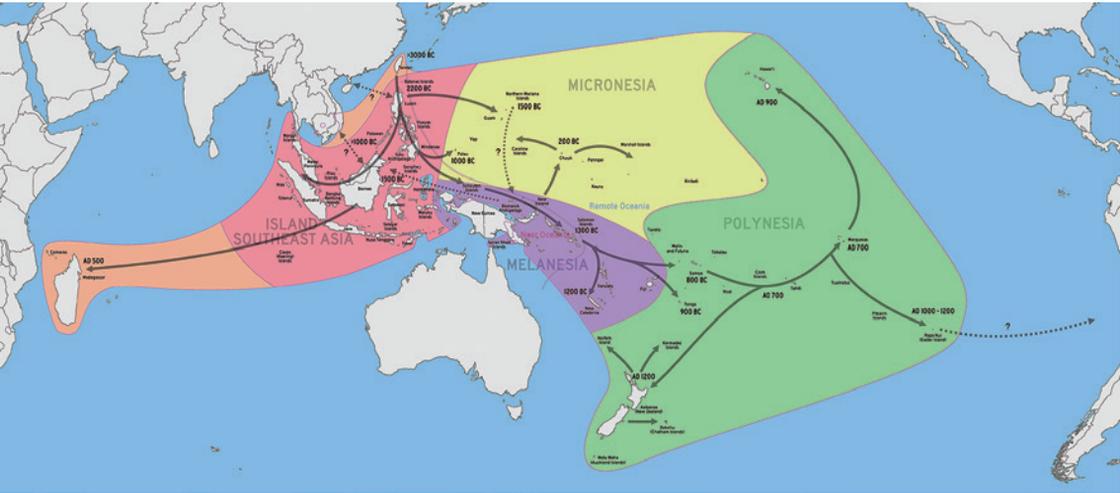
就語言學來說，南島語族（Austronesians）即是「說南島語（Austronesian-speaking peoples）」的民族。南島語系包含了三億八千多萬人使用的1,200多種語言。南島語族居住在東起太平洋復活節島、西迄印度洋馬達加斯加的廣大熱帶與亞熱帶島嶼上，包括臺灣、島嶼東南亞，以及大洋洲的美拉尼西亞、密克羅尼西亞和玻里尼西亞等島嶼（圖六）。在近代西方帝國主義擴張前，南島語系是世界上分佈最廣、多樣性最高的語系。儘管在語言上與文化上的關聯性，南島語族在體質上是組成非常複雜、異質性極高的群體。

南島語族的移民史一直是人類學關注的重要議題。他們波瀾壯闊的航程始於何處？遷徙與擴張的歷程為何？他們又是如何在資源匱乏的遠大洋洲島嶼上存活繁衍呢？

美國歷史語言學者白樂思（Robert Blust）將南島語系的1,200多種語言分為10個亞群，其中臺灣原住民說的26種

南島語分屬其中9個亞群，而構成第10個亞群的則是包含蘭嶼達悟語及其他所有南島語的「馬來-玻里尼西亞語」亞群。白樂斯認為，雖然臺灣面積小且南島語族人口不多，但由於臺灣有古老且最高的南島語言多樣性，臺灣毫無疑問是南島語發源的原鄉。

澳洲學者貝爾伍德（Peter Bellwood）採用「農業語言遷徙假說（Farming Language Dispersal Hypothesis）」來詮釋南島語族的遷徙與擴張，該理論認為當人類由採集狩獵轉為定居生活型態的農業社群時，因為糧食生產促成的人口增長將激化土地競爭，在此雙重壓力下，農業社群將不可避免地向外遷徙與擴張，同時造成語言的擴散。貝爾伍德在整合考古學與歷史語言學的證據後提出「出臺灣說（Out of Taiwan hypothesis）」，他認為約在距今5,500至5,000年前，居住在中國南方至越北的南島語族農民「先祖（pre-Austronesian）」在來自北方漢文化與自身人口增加的壓力下渡海來臺，之後在臺灣發展出「原始南島語（proto-Austronesian）」，在經過約一千年左右的族群繁衍後，一部分的人在距今約4,200年前由臺灣東南部朝南遷移抵達菲律賓，並持續擴張，南島語族約在3,500年前向南進入婆羅洲、向東抵達新幾內亞，距今約3,000年前南島語族進入東美拉尼西亞島群，接著在約2,800年前抵達遠大洋洲玻里尼西亞群島的西端，並在此停留。在這段南島遷徙的第二次停滯期，南島語族在距今3,500至2,500年前在俾斯麥群島至東加群島間發展出以複雜紋飾陶器著稱的拉皮塔



圖六、南島語族的分布與根據貝爾伍德假說繪製的南島語族遷徙路徑與歷史。Figure by Obsidian Soul, distributed under a CC-BY 4.0 license.

文化（Lapita Culture）。在經過約1,000年的停滯後，由拉皮塔發展出的現代玻里尼西亞文化前身的南島航海家再度向東揚帆，並同時向南及向北擴張，在距今約1,000年前抵達夏威夷、1,200到800年前到達東界的復活節島，最終在約730年前來到最南界的紐西蘭，完成了遠大洋洲的開拓，也寫下了新石器時代史前人類拓殖遠地球的最後篇章（圖六）。

自上世紀末以來，人類遺傳學者也以各式的分子遺傳資料來重建人類拓殖大洋洲的歷史，然而以當代太平洋地區原住民的DNA所做的分析卻勾勒出極為複雜的族群混雜歷史，挑戰了出臺灣說的立論。2016年，由美國哈佛大學

領導的團隊首次由拉皮塔遺址出土的四具女性骨骸中取得DNA，並以次世代定序技術成功取得古DNA序列。這四具代表最早抵達西玻里尼西亞的拉皮塔文化人，其遺傳組成與現生的菲律賓人及臺灣阿美族最接近，支持第一批抵達遠大洋洲的移民係來自臺灣的南島語族，為出臺灣說提供了人類遺傳學證據。

不過，由於南島語族遷徙與擴散涵蓋了廣大的地理尺度與漫長歷史，人群的移動也不會是單一方向，因此尚需更多的證據來了解其全貌。

## 南島語族與「共生物種」的遷徙

人類因為食、衣、住、行等需求，以及文明、文化的發展，與所利用的「動、植物」間產生緊密的「共生」關係，當人群移動與遷徙時，有意無意間也改變了這些「共生物種（commensal species）」的自然地理分布。南島語族為農業民族，他們遷移時因為食、衣、文化所需，將由豬、雞、狗、太平洋鼠等動物，以及麵包樹、芋頭、山藥、構樹等大約70種植物組成的「農業包裹（agriculture package）」打包，並隨之將這些共生物種傳至遠大洋洲各島嶼。考古人類學者以南島農業包裹的「轉移地景（transported landscape）」來形容南島農業（圖七）的擴散，而地景轉移也被認為是南島語族能成功拓殖遠大洋洲資源匱乏小島的關鍵策略。



圖七、傳統玻里尼西亞村落及轉移地景（transported landscape）。

由於組成農業包裹的共生物種全賴南島語族才得以跨越大洋傳播，這些共生物種的DNA也記載了南島遷徙的歷史足跡，提供了歷史語言學、考古學、與人類遺傳學之外的第四類證據。1994年紐西蘭的生物人類學家Lisa Matisoo-Smith 首創太平洋「共生物種」的親緣地理研究，以太平洋島嶼常見的玻里尼西亞鼠（*Rattus exulans*）的DNA見證了南島祖先卓越的航海能力。之後，學者接著以豬、雞、狗等動物，以及麵包樹、香蕉、芋頭、椰子、番薯等的親緣地理研究，揭開了南島語族拓殖與往返島嶼間的複雜歷

史。然而，由於多數傳入太平洋的共生物種是起源於東南亞及近大洋洲的作物或眷養動物，因此，前述研究都無法測試南島語族出臺灣說這個最重要的議題。

## 乘載歷史的植物

在所有遠大洋洲南島語族栽種或畜養的共生物種中，構樹是唯一原生在東亞、中南半島的共生物種，因此能用以檢測不同南島起源地的假說。雖然隨著紡織衣物的引入，樹皮布已不再是現代生活中必要的元素，樹皮布文化也由許多地區消失，卻也正因如此，構樹更有可能保持古老的遷徙印記，加上太平洋地區並沒有構樹的近緣植物，排除了物種之間雜交的可能。

2008年春天，作者（鍾國芳）受國立臺灣史前文化博物館張至善先生邀請，嘗試從「衣」出發，以構樹的親緣地理測試南島語族遷徙的假說，同時，太平洋彼端的智利考古學者 Andrea Seelenfreund 與生化學者 Daniela Seelenfreund 也正埋首鑽研相同議題。這支跨領域的跨國團隊於是展開橫跨太平洋的遠征，足跡遍布臺灣、中國、越南、日本、菲律賓、新幾內亞、斐濟、東加、薩摩亞、夏威夷、大溪地、復活節島等遠、近大洋洲各島嶼，採集了超過600個構樹樣本。

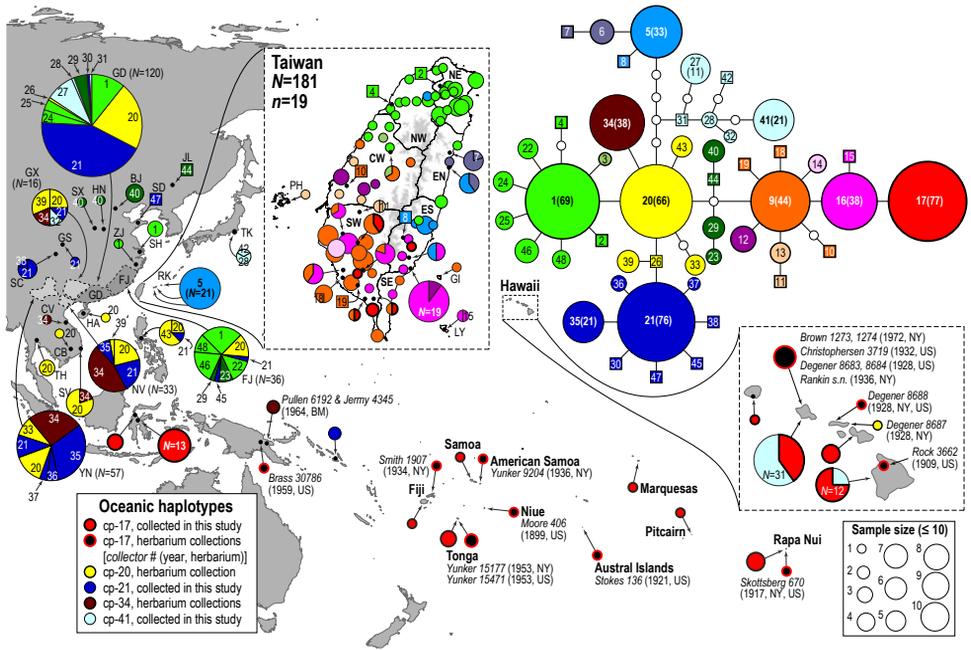
DNA序列在複製的過程中偶爾會發生突變，產生了遺傳變異，等位但序列不盡相同的DNA稱為「單倍型

(haplotypes)」。研究團隊在母系遺傳的葉綠體基因組中的DNA序列中偵測到48個單倍型，在描述這48個基因單倍型的網狀圖中（圖八）可以看出臺灣、中國與中南半島擁有最高的單倍型多樣性，根據分子演化學的推論這些地區為構樹的「原生地」。而與原生地相比，太平洋上的單倍型多樣性則明顯較低，且絕大多數的構樹均攜帶紅色、編號17的單倍型（cp-17），除了大洋洲外，僅分布在臺灣南部。在演化上，cp-17位在一個臺灣特有的單倍型支序的最末端（圖八），顯示這些大洋洲的構樹源自於臺灣。此外，在經過可鑑識構樹性別的分子標記分析後，太平洋的幾乎皆為雌株，與根據文獻南島語族藉由根部萌櫛扦插無性繁殖的觀察一致，顯示源自臺灣的太平洋構樹是人類攜帶傳入的，與南島農民出臺灣說的立論不謀而合。

構樹這種臺灣最常見植物的DNA，意外保存了南島語族太平洋遷徙的遺傳印記，記錄了構樹隨著南島語族「出南臺灣」遠渡重洋的歷史，也是首次從民族植物學切入，以共生物種親緣地理學支持「出臺灣說」的研究，再次見證了臺灣在南島研究上的重要性。

## 有「構」厲害

構樹，串聯起生物地理學、考古人類學、歷史語言學與人類遺傳學等學門知識，由研究臺灣最常見的本土樹種，提供了臺灣為南島原鄉出臺灣說的堅實佐證。2018



圖八、構樹的葉綠體DNA單倍型網狀圖。構樹在原生地（中國、越南、臺灣）有非常高的單倍型多樣性，相較之下，絕大多數在蘇拉威西、新幾內亞、及大洋洲島嶼的構樹都攜帶編號17（紅色）的單倍型，該單倍型除了太平洋島嶼外僅分布在臺灣南部，證明太平洋構樹源自臺灣，佐證了南島語族出臺灣說。詳細內容請參考 <https://doi.org/10.1073/pnas.1503205112>。

年，我們與中央研究院數位文化中心合作，建立「生物多樣性數位博物館 <http://brmas.openmuseum.tw/>」，嘗試將科學研究以另一種方式呈現，藉由創新的媒介與多元內容，讓民眾得以從不同角度接觸艱深的研究主題，在專業中尋得與生活、文化與歷史的連接，了解研究之於學術之外的價值，希望能將生物多樣性研究的成果及意義落實於社會

中。生物多樣性數位博物館首期的數位特展以「有『構』厲害」為題，透過「子曰：必也正名乎」、「打樹成衣」及「植物學家的人類學之旅」三個主題，從臺灣最常見的植物——構樹連結至南島文化這份臺灣給世界的禮物，在科普知識的傳遞之餘，讓深受漢文化影響的我們從而思考與探索臺灣為南島原鄉的深層意義。

## 致謝

本文根據發表在臺灣博物季刊 38：56-65（2019）之「有『構』厲害」改寫。本研究承中央研究院主題研究計畫（AS-107-TP-B18）、中央研究院數位文化中心計畫（ASCDC-107-11）經費支持。

## 後記

坊間有好幾本關於「植物改變世界」的書，述說水稻、小麥、葡萄、棉花、煙草等等經濟植物的故事，但構樹幾乎從未上榜。我希望我們的研究能翻轉人們的印象，讓世界認識來自臺灣的這種「有『構』厲害」的植物。

## 作者簡介



### 章璿

國立臺灣大學森林環境暨資源學系碩士。於2018年擔任本院數位文中心「數位典藏與數位人文」計畫研究助理，規劃生物多樣性數位博物館線上展覽「有『構』厲害」。目前於美國史密森民俗與文化傳統中心任見習研究員。



### 鍾國芳

中央研究院生物多樣性研究中心副研究員，美國聖路易華盛頓大學博士，專長為植物系統分類。研究室以秋海棠屬及小檗屬植物之親緣基因體學探究植物之種化機制，並以構樹—南島語族重要物質文化樹皮布的製作原料—之族群基因體學檢測臺灣為南島語族原鄉的出臺灣說。

# 太平島不太平靜

## ——南海主權風雲再起與其珊瑚礁的保育策略

鄭明修

### 南海島礁主權風雲再起

2016年7月12日南海仲裁案結果宣布後，造成巨大的國際風波，起因於2013年，菲律賓向位於荷蘭海牙的國際法院（International Court of Justice）對中國提出仲裁訴訟。中國拒絕參與仲裁，但是仲裁庭判決的結果，幾乎完全支持菲律賓所提出的主張，並且宣告中國在1996年正式承認「聯合國海洋公約」時，就放棄了任何基於歷史所主張權利的可能。當然中國表示不接受仲裁庭的判決，也採取「四不」政策：不接受、不參與、不承認、不執行。臺灣原本隔山觀虎鬥，但是太平島卻意外中箭，出乎預期之外。因為仲裁認定南沙群島沒有島，還胡亂取證謂太平島欠缺淡水，不適人居，將太平島降級為「太平礁」。

事之本末，在於大國的政治角力可以改變自然物的認定。例如日本將太平洋的沖之鳥「礁」變成沖之鳥「島」，宣告擁有周圍200海浬經濟海域，十多年來把露

出水面的2塊珊瑚礁不斷擴大建設，積極擴建成「島」。其次，菲律賓宣稱擁有南海東北邊的「民主礁」，也只是潟湖內的2塊露出水面，面積不到4平方公尺的珊瑚礁石，過去也稱之為「黃岩島」。顯然南海仲裁案是美國和菲律賓一起合謀，以此宣告菲律賓擁有200海浬經濟海域，而且遠離南海一萬多公里的美國也宣稱擁有南海航行自由權和空權，並且否定中華民國的U形斷續線和中國一貫主張的九段線內的海權和主權。有趣的是，菲律賓總統杜特蒂一上任馬上宣布擱置南海爭議，甚至要求美國支付三千萬美元的仲裁費用。原來五名仲裁員是有價服務，菲律賓不想付了。

南海面積約360萬平方公里，在環境資源、經濟、航運和軍事上極具重要性。每年透過這一片海域進行國際貿易航運往來約5兆3千億美元。這裡的生物多樣性幾乎比地球上其他海洋生態系都豐富，漁產更提供了食物和工作機會給周邊國家，其中臺灣、中國、越南、菲律賓、印尼、馬來西亞和汶萊等七個國家都對南海主權各有主張。如果不小心衍生軍事衝突，世界兩大強權——美國和中國可能會捲入其中，這就是南海主權爭議風雲再起，引起全球關注的主要原因。

## 太平島是南沙群島最大的自然島無庸置疑

南沙群島均屬珊瑚礁島，太平島也不例外，是經由

千百萬年來無數的珊瑚蟲造礁形成碳酸鈣遺骸累積而成。根據地質鑽探，發現太平島地下的珊瑚礁岩層至少有500公尺厚，顯示太平島珊瑚礁的生成年代可能在中新世（530萬年前），在適合的海洋環境中形成珊瑚礁體。太平島位於鄭和群礁西北邊，南北長約1289公尺，寬約366公尺，面積約0.51平方公里，海拔高度只有2.8公尺，四周為環形的珊瑚裙礁。島上之土壤均為珊瑚礁風化所形成，富含石灰質，再加上腐敗植物及鳥糞之堆積，呈黑褐色，極為肥美，因此島上植物相生長十分良好，雖然2008年在島中央



圖一、太平島四周為珊瑚裙礁所環繞。

完成機場跑道工程毀掉不少植被，不過仍存在數十棵百年老樹。

目前島上仍有十口井，其中第五號和第十號井水經檢測屬於可飲用的淡水，這表示淡水成為太平島人類可以居住重要的因素。尤其早期沒有海水淡化能力，日本人曾佔領它，在太平島蓋漁業加工廠，島上工人就是依靠井水過



圖二、太平島植被仍很茂密，除了椰子樹最多外，尚有數十棵百年老樹。

活。1945年中華民國派太平艦接收本島後，設立「漁民服務站」，以示防守疆土的決心，至今持續經營本島75年，已算是南沙群島中由臺灣實質掌控的自然島嶼。

最早到太平島調查海洋生物資源和漁業資源的是行政院農業委員會水產試驗所的楊鴻嘉先生，於1961年調查南沙群島的魚類相。1973年間，澎湖漁民透過行政院退除役官兵輔導委員會申請到南沙群島捕捉海龜，每月可捕得數十隻，顯示出當時海域生物資源十分豐富。爾後有中研院張崑雄（1982）、農委會計畫（1994）、營建署計畫（2009、2014）等。本人有幸於1994年首次前往太平島潛水調查，研究海洋生物資源現況，接著先後在2002年、2004年、2015年、2017年共五次親自前往。累計各團隊調查成果，目前共記錄到魚類464種、珊瑚221種、海藻54種、甲殼類動物53種、軟體動物99種、棘皮動物39種、海龜1種……等。從1999年太平島由海軍陸戰隊轉換成海巡署駐防後，特別加強海上巡防並重視生態保育，驅離外籍作業船隻。從此，海底生態資源獲得改善，例如綠蠵龜已列入保育類野生動物，近幾年來每年都有40~50隻綠蠵龜上島產卵。本人在島四周海域潛水調查時，都可以在海底看見海龜棲息，顯示其族群數量已日漸穩定成長，可謂保育有成。



圖三、太平島上五號井水屬於淡水，可供人飲用。



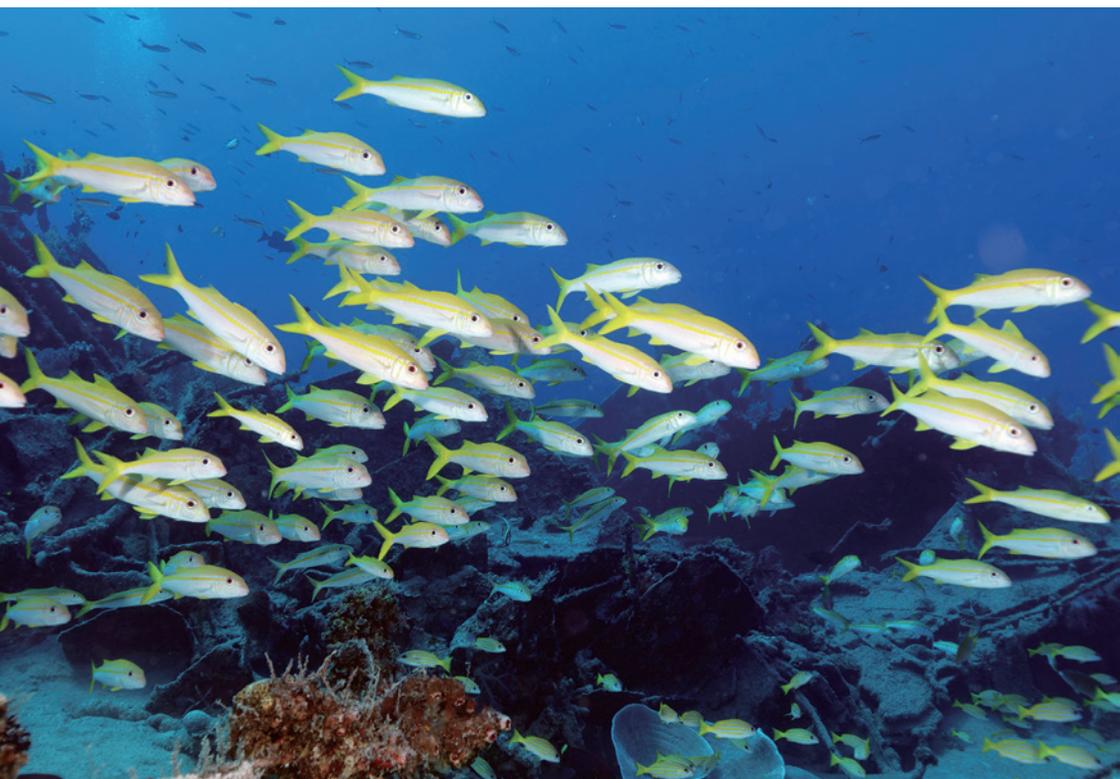
圖四、2017年5月調查團隊19人，於太平島碼頭與漁業署漁訓貳號船員完成第一次調查工作後，一起合影留念。

## 南海漁場消失的危機

南海另一項事態嚴重，但卻又較少受到關注的威脅是：漁業過度捕撈。南海是全球最重要漁場之一，關係其周邊國家超過370萬漁民的生計，每年創造的產值高達數十億美元。在歷經數十年來毫無限制的捕撈後，魚群迅速減少。尤其大陸和越南漁船近三十年來在南海有上千艘漁

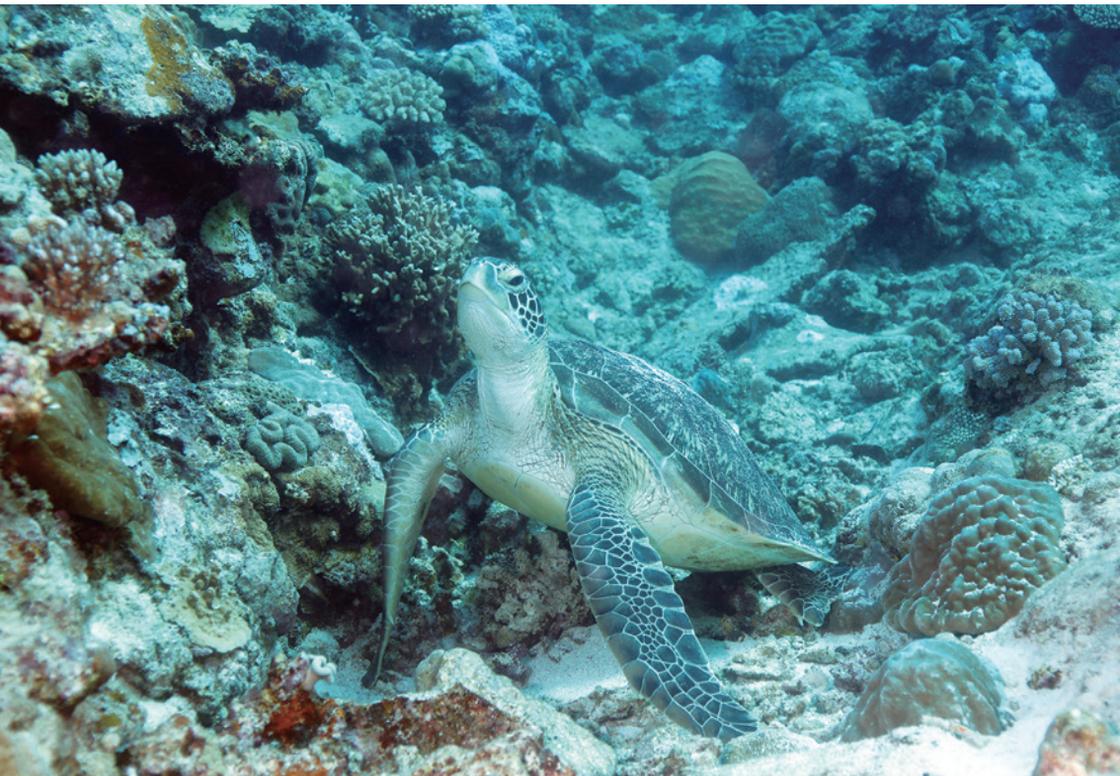


圖五、在太平島外緣水深15公尺內之海域，以石珊瑚種類分佈為主，目前記錄已超過二百多種。



圖六、在太平島沈船區常可見金帶擬鬚鯛 (*Mulloidichthys vanicolensis*) 成群巡游覓食。

船，不斷以毒、電、炸等非法捕撈方式，掠奪珊瑚礁的高經濟水產動植物，竟然無任何國家介入管理取締。過去，臺灣在東沙環礁和太平島海域都只有執行驅離越界捕魚，卻無法對水產資源進行有效管理。如此無節制地撈捕，會讓這些依賴南海漁產的發展中國家，在糧食安全和水產資源保育面臨威脅。



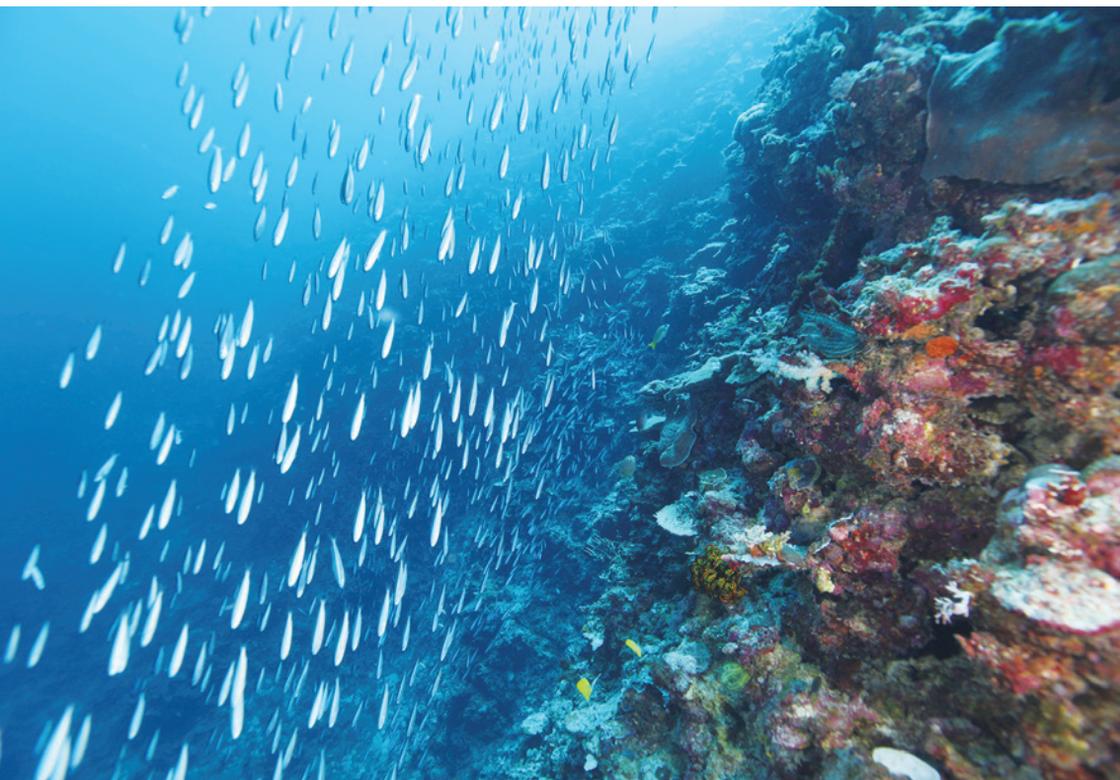
圖七、每次潛水調查都可看到綠蠟龜在太平島四周海域棲息。

眾所周知，香港人對高價海鮮品的消費力世界第一。在四十多年前香港漁船即開始捕撈南海的魚蝦貝類，接著是海南省、廣東省漁船在南海大肆撈捕，尤其是生長在珊瑚礁海域的各種石斑魚、龍王鯛（俗稱蘇眉魚）、龍蝦和大型貝類（砵磙貝、大法螺、馬蹄鐘螺）等。如今南海及東南亞海域高經濟價值的海鮮種類，都已瀕臨枯竭。根據



圖八、太平島北側礁崖下水深25公尺凹洞內有巨大桶狀海綿。

本人於1994年的潛水調查結果，發現太平島海底幾乎已無大型貝類（如巨碑碟貝）和龍蝦的蹤跡，同時大型鸚哥魚和石斑魚亦屬罕見。2002年和2004年再度潛水調查，發現珊瑚礁生態比1994年有顯著改善，不但珊瑚群體較碩大也較健康，魚群也增多不少。其中珊瑚礁指標魚種石斑魚和蝶魚數量較多，其他大型魚類如鸚哥魚、石鱸、鯊魚等也



圖九、在太平島海崖邊常可見烏尾冬魚群穿梭覓食。

再次出現。在底棲無脊動物方面，龍蝦、馬蹄鐘螺、菱砗磲貝等在數量上都有增多現象。尤其綠蠵龜經常出現在太平島南邊水域，也記錄到海龜的繁殖行為，顯示自從海巡署接管太平島後，在巡護保育下，讓太平島成為很多海洋生物的庇護所。

其實南海主權爭議也使各國漁民的競爭白熱化，漁業

資源枯竭的現象加劇了主權爭議。現今已造成部分海域的魚類族群數量還不到六十年前的十分之一，這有可能是全球有史以來最嚴重的生物崩毀事件之一。當沿海水域的漁產耗盡時，許多漁民就會冒險越過國家界線，進入有爭議的海域謀生。然而針對島礁生態傷害更大的是，大陸近幾年來大規模進行「吹沙填海」，造出許多人工島和採捕巨碑磔貝。其中有3個瀉湖礁台被填滿沙土造成人工島，例如：美濟礁變成美濟島，島面積達6平方公里，已經成為南海最大人工島，其次渚碧礁為4.3平方公里，永暑礁為2.8平方公里，都已經完成大型機場的興建，跑道最長達3250公尺（表一），如今太平島已變成南沙群島中的第四大島。另外在南薰礁、華陽礁、赤瓜礁都建有軍事防禦工事，大大改變南沙群島的生態環境。未來大陸方面似應積極發展南沙群島海域資源的復育工作，畢竟各島嶼工程已完成，人力設備佈署後即有海域執法能力，配合海洋科研調查、設立海洋研究站、劃設海洋保護區，強化南海珊瑚礁生態復育，這將成為大陸在地球村生態保育上的亮點。

巨碑磔貝的最大殼長可達1.3公尺以上，其雙殼內的閉殼肌俗稱干貝，早期漁民捕碑磔貝只取干貝，不取殼。近二十年來，海南省潭門鎮漁船大肆採集碑磔貝，並成立很多加工廠和販賣店。他們為了取得巨碑磔貝，盜獵者必須挖開一整片珊瑚礁石，海域內所有的珊瑚都一起陪葬，進



圖十、藍洋島的巨碑碟貝已成為潛水客心目中攝影的焦點，可說是觀光業的水晶宮金雞母。

表一、2016年南海主要島嶼地理現況與機場

島礁地名	面積 (km <sup>2</sup> )	機場長度 (m)	有無淡水	實際佔領
東沙島	1.74	1500	有	臺灣
太平島	0.51	1200	有	臺灣
永興島	2.6	3200	無	中國
美濟礁 (島)	6.0	2700	無	中國
永暑礁 (島)	2.8	3125	無	中國
渚碧礁 (島)	4.3	3250	無	中國
南薰礁	0.18	無	無	中國
華陽礁	0.28	無	無	中國
赤瓜礁	0.10	直升機停機坪	無	中國
南威島	0.15	600	有	越南 (1974年)
中業島	0.33	1500	有	菲律賓 (1971年)
彈丸礁	0.35	1500	無	馬來西亞 (1977年)
黃岩島 (民主礁)	1-4(m <sup>2</sup> )	無	無	中國、菲律賓

一步影響魚群的棲息地。當珊瑚礁被破壞後，整個生態系就會崩解，間接使大型迴游性魚類如鮪魚、鰹魚等少了重要的食物來源。目前南海大多數島礁生態都面臨嚴重衰退，而且是全面性的破壞。2017年1月1日海南省人民代表大會已開始施行珊瑚礁和碑礫貝保護規定，希望未來能有效改善南海海洋生態環境。

## 人工島－彈丸礁潛水渡假村

南沙群島的彈丸礁 (Layang Layang Island, 拉央拉央島、燕子島, 馬來西亞華人稱為「藍洋島」) 位於南中國

海南沙群島的東南邊（7°23'N，113°50'E），距離太平島約二百多公里，距離馬來西亞沙巴省約300多公里。原本只是一個封閉型環礁，東西向長約7.4公里，南北向長約3.7公里；中間為潟湖，無天然潮汐通道。沙灘上原本棲息許多海鳥，造人工島後將海鳥遷移到附近人工礁上繁衍。馬來西亞於1977年派軍隊佔領該處環礁，並且在1991年開始在珊瑚礁上填海造陸，修築1500公尺機場跑道、軍事設施，



圖十一、藍洋島（彈丸礁）在馬來西亞政府的全力開發成潛水渡假村，每兩年舉辦一次國際潛水攝影比賽。

並建設成五星級潛水休閒渡假村，可算是南沙群島第一個積極開發的人工島。爾後彈丸礁形成渡假島，在每年的3～8月開放，吸引非常多歐美和日本等國的潛水愛好者前往。

本人於2005年5月組團前往該島，六天的潛水團費比其他東南亞潛水據點的消費高出許多。原因是從臺灣出發到東馬來西亞沙巴省亞庇機場後，還需再換小飛機前往。島上所有食物來源全靠飛機運補，確實不容易。令人驚訝的



圖十二、六帶鰹魚群上千尾魚群巡游形成魚群風暴，十分壯觀，是藍洋島潛水觀光的明星物種。

是潛水渡假村大門入口就在跑道邊，從停機處走到大廳不到50公尺，而且各項設備完善，除了潛水遊客房間有77間冷氣房之外，還有容納二百多人的會議室和每天供應五次餐點的大餐廳。除此之外，也有純淡水的游泳池；至於潛水專用碼頭和潛水設備，導潛解說和9艘十人座的快艇，都是提供服務遇到的潛水軟硬體設施。整體而言，在臺灣各地就找不出有任何一家潛水公司或渡假村能與其匹敵。除了海軍艦艇和空軍駐軍之外，全島約有五十多名服務人員服務潛水客。單憑此點，就讓人深覺不可思議，何以馬來西亞辦得到呢？我本人在該島上五天生活當中，吃住均十分舒適，但深感非常不環保，畢竟全日吹送的冷氣客房和無節制的淡水供應，令人感受不出這裡是距離沙巴本島約二百多公里外的小島。

馬來西亞前總理馬哈迪是積極經營彈丸礁的推手，不但全力支持興建人工島，設置渡假中心；還炸開環礁，挖掘航道，並將其珊瑚礁砂石回填造陸，修建碼頭與機場等，採取的是先大肆破壞後再大力建設的策略。除了爭取主權外，也不忘大聲疾呼保護珊瑚礁生物資源，並且在其附近沿近海禁止任何漁船捕撈海洋生物；同時聘請國內外海洋生物學者進行多年期的調查，研究彈丸礁的海洋生態，並出版專書廣為宣傳其海底景觀之美。特別是成立海洋公園與海洋保護區強調其重要性，自認為是保護人類自然遺產一珊瑚礁生物多樣性的種原庫及其漁業資源。另一方面，又積極招商成立潛水渡假村，二十多年來已發展成

為著名的潛水渡假樂園，深受居住在寒帶北歐國家的潛水客所喜愛。因為當地保護珊瑚礁生物的成效卓著，讓潛水客可以觀賞到上千尾的六帶鰲魚群、鎚頭鯊、巨碑礁貝、海扇珊瑚林，具備多采多姿的珊瑚礁魚類與五顏六色的底棲無脊椎動物，恢復成為熱帶珊瑚礁海底應有的景觀。如此一來，不但吸引無數的觀光客，同時取得其宣示主權的國際認證。

## 宏觀的藍海地球村思維

珊瑚礁無疑是大洋沙漠中的綠洲，又有海洋中的熱帶雨林和海底花園之稱，並且擁有非常高的生產力和生物多樣性。近數十年來珊瑚礁更成潛水者的樂園，也是海洋遊憩觀光活動的勝地，為當地帶來可觀的觀光收入。各國對其珊瑚礁生物資源早已積極調查研究，甚至馬來西亞政府在1983年占領南沙群島的彈丸礁後，已積極開發成為國際潛水渡假島，同時也保護海域內所有珊瑚礁生態資源。若能讓南沙群島各國放下主權爭議，實施區域合作管理，包括大幅減少漁船數量、並限制某些漁具及漁撈作業，才有助於南海漁場的永續發展。

臺灣擁有太平島主權無庸置疑，但對南沙二百多個島、礁、沙洲並無實質管理權。在南海風雲詭譎的現實下，臺灣不能缺席，但也要有所作為。建議以實際行動調

查南海資源，保護這塊曾經是璞玉的大海，必須在不影響主權的原則下，組成區域的科研合作，共同調查南海資源，以不帶任何軍事化的建設來宣示主權，更易取得國際社會的認同，同時也可化解主權爭議，期望將南沙群島海域劃為世界共同的自然遺產，來保護珊瑚礁資源。東沙環礁國家公園已於2008年成立，我們已在南海北方為海洋永續付出了一份心力，若能再將太平島周圍海域劃設為「水產資源保護區」，就更能突顯臺灣在海洋保育上的努力。尤其珊瑚礁保育事務早已超越國家與區域層級，成為全球海洋保育事務重要的一環，最終目標是與南海周邊國家共同推動南沙群島海域的資源保護和永續經營。

## 後記

到國境極南的太平島，已有六趟潛水調查，非常不容易，所以每趟都要很珍惜；也非常感謝海巡署、漁業署和許多貴人相助，才能將海底生態之美分享給國人；更期盼南海爭議不再，永遠太平。

## 作者簡介



### 鄭明修

中央研究院生物多樣性研究中心研究員，國立臺灣大學海洋研究所博士，專長：海洋生物多樣性、河海生態環境保護。研究範圍以甲殼類蝦蟹分類生態行為，指形軟珊瑚造礁，寶石紅珊瑚漁業管理，臺灣及各離島海洋生態資源調查。榮獲第十四屆日本生態學琵琶湖獎（2007年）。