

微笑的高山精靈—— 台灣山椒魚

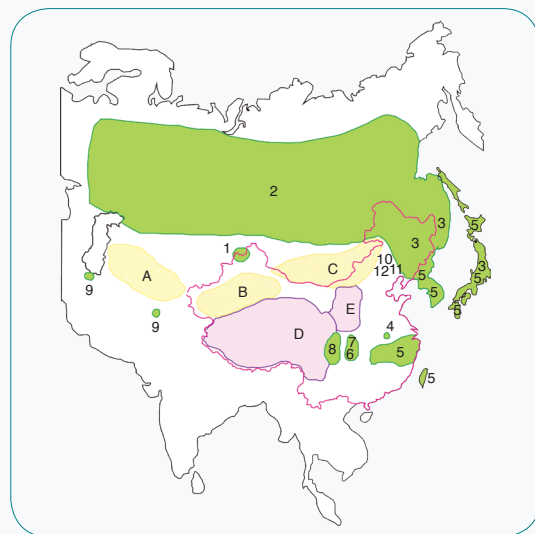
朱有田、賴俊祥、呂光洋

本文介紹台灣重要的冰河孑遺物種台灣原生山椒魚的發現、遺傳分類地位與最新的分布概況，同時提出台灣山椒魚的起源假說與牠們現在所面臨的威脅。

藉由多次冰河時期所形成的陸橋與亞洲大陸相連，許多物種因之得以進出台灣。台灣屬於多高山的島嶼，高聳陡峭的地形造就了不同的氣候帶，也孕育了豐富的生物多樣性。研究現今高海拔物種的親緣地理關係與演化歷史，可以幫助我們了解台灣的物種如何在過去動盪的氣候間與嚴苛的陡峭地景上拓遷、適應與演化。

台灣冰河孑遺山椒魚屬於兩棲綱、小鯢科、小鯢屬下的特有種，是分布於世界小鯢屬的最南界，也是唯一分布在亞熱帶的小鯢屬族群。不可思議的是，在面積不大的台灣島上竟然有 5 種特有種的山椒魚，各分布在不同的緯度與海拔棲地，由北到南分別是觀霧山椒魚、台灣山椒魚、南湖山椒魚、楚南氏山椒魚與阿里山山椒魚。如此豐富的山椒魚遺傳多樣性，也是世界唯一。

冰河褪去，為了適應地處亞熱帶的台灣，台灣的山椒魚棲地分布局限於氣溫較低的高海拔溪流源頭。如此重要的冰河孑遺物種，自從 1919 年日本學者楚南仁博發現台灣第一隻山椒魚至今，我們對這些原生山椒魚的了解又增加了多少？



世界小鯢科的分布。1. *Ranodon* (北鯢屬)；2. *Salamandrella* (極北鯢屬)；3. *Onychodactylus* (爪鯢屬)；4. *Pachyhynobius* (肥鯢屬)；5. *Hynobius* (小鯢屬)；6. *Pseudohynobius* (擬小鯢屬)；7. *Liua* (Liua 屬)；8. *Batrachuperus* (山溪鯢屬)；9. *Paradactylodon* (副趾鯢屬)；10. *Chunerpeton* (初鯢屬)；11. *Liaoxitriton* (遼西螈屬)；12. *Jeholotriton* (熱河鯢屬)。綠色的區塊表示小鯢科的分布。黃色區塊是沙漠區，分別是：A. 卡拉庫姆沙漠、B. 塔克拉瑪干沙漠、C. 戈壁沙漠。粉紅色區塊是高原區，分別是 D. 青藏高原、E. 黃土高原。本圖繪製參考 Zhang 等人於 2006 年發表的文章。



台灣的 5 種山椒魚。A. 觀霧山椒魚；B. 台灣山椒魚；C. 楚南氏山椒魚；D. 南湖山椒魚；E. 阿里山山椒魚。
（圖片來源：賴俊祥、方翔）。

台灣原生山椒魚

西元 1919 年 5 月，日本學者楚南仁博於海拔 7 千尺的能高郡霧社番追分（現今的翠峰）與隔著塔羅灣溪的能高駐在所各捕捉到一隻山椒魚，這是在亞熱帶的台灣首次發現有山椒魚的紀錄。1922 年，牧茂市郎根據標本形態發表了 3 種新種的台灣原生山椒魚，分別命名為：楚南氏山椒魚、台灣山椒魚與阿里山山椒魚。

1935 年，岡田彌一朗認為阿里山山椒魚應是楚南氏山椒魚的同物異名，因此認為台灣的山椒魚只有兩種，即楚南氏山椒魚與台灣山椒魚。1943 年佐藤井岐雄根據鋤骨齒的形狀、身體斑紋的型態、顏色的差異等特點，明確指出台灣山椒魚與楚南氏山椒魚確是不同種。1956 年，陳兼善先生在《台灣脊椎動物誌》書中，依照佐藤井岐雄的理論，把台灣的山椒魚分為兩種。其實，在此之前，台灣的山椒魚在分類學上有幾個「種」，一直都是眾說紛紜。

直到 1987 年，瀨戶與宇都宮以遺傳學的方法鑑定了阿里山山椒魚的核型。1989 年飯塚司光等人也分析了台灣山椒魚與楚南氏山椒魚的核型。他們發現上述 3 種山椒魚的染色體數目都是 $2n = 58$ ，但核型分析顯示各自擁有不同數目的等臂染色體與末端著絲點染色體。其中阿里山山

椒魚缺乏中等大小的末端著絲點染色體，僅有 9 對大的、4 對中型的與 16 對小的同源染色體；楚南氏山椒魚有 6 對等臂染色體與 10 對末端著絲點染色體；台灣山椒魚則有 5 對等臂染色體與 11 對末端著絲點染色體。

在這之前，台灣原生山椒魚的研究一直由日本學者與國外學者主導。直至 1986 年，才有師範大學（現今的臺灣師範大學）呂光洋老師團隊進行系統性的調查與研究。1997 年呂老師與賴俊祥老師（呂老師的學生）根據同功異構酶差異、DNA 分子生物學、骨骼形態學、體色斑紋型式與地理分布的差異，把阿里山山椒魚、楚南氏山椒魚與台灣山椒魚視為 3 個不同的種。學界採納了兩位老師的這個論點。

2008 年兩位老師根據形態學、遺傳學與地理分布的差異，又發表了兩個新種，各是棲地在雪山山脈的觀霧山椒魚與中央山脈南湖山區的南湖山椒魚。至今，學界公認已發現的台灣原生山椒魚共有 5 種，分別是觀霧山椒魚、南湖山椒魚、台灣山椒魚、楚南氏山椒魚與阿里山山椒魚。

山椒魚的分類地位與分布

兩棲類包括無足目、有尾目與無尾目 3 種。無足目如蚓螈；有尾目如山椒魚、蝶螈、

在面積不大的台灣島上竟然有 5 種特有種的山椒魚，各分布於不同的緯度與海拔棲地。

娃娃魚；無尾目則如青蛙、蟾蜍等。其中無足目及有尾目較早演化出現，屬於較原始的物種，多分布在溫帶地區。台灣的山椒魚（又稱為小鯢）在科學分類上是兩生綱、有尾目、小鯢科下的小鯢屬。根據2017年美國華盛頓拯救兩棲類聯盟統計，小鯢屬目前有38種山椒魚。因其性喜好寒冷的氣候，所以棲地大都位於溫帶與寒帶，分布也以東亞、東北亞及台灣為多。

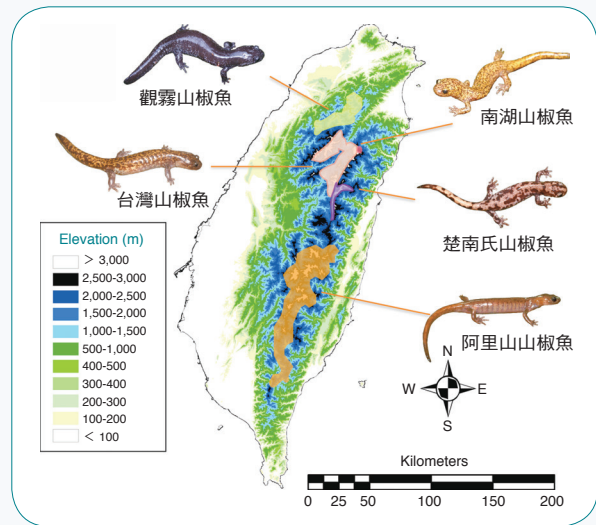
佐藤井岐雄（1943年）指出：山椒魚最適宜生存的溫度在攝氏8～15度，5度以下時行動會遲緩呆滯，但高於20度以上時又不易生存。台灣是全世界小鯢屬山椒魚分布的最南界，在亞熱帶地區的台灣高山上有山椒魚的分布，在生態學、演化與生物地理學上都有重要的意義。

台灣原生山椒魚的分布與棲地

台灣原生山椒魚是台灣唯一的有尾兩棲類，在冰河時期牠們藉由陸橋自亞洲大陸播遷至台灣。間冰期時，由於冰河褪去，位於低緯度的台灣氣溫上升，使得台灣的山椒魚由低海拔棲地遷徙至高海拔低溫且潮溼的溪流源頭。

台灣每種山椒魚的分布海拔都不相同，至2016年的調查顯示，觀霧山椒魚分布於海拔1,300至2,200公尺，是台灣的山椒魚分布較低海拔的物種；台灣山椒魚則分布於海拔2,000至3,100公尺；南湖山椒魚是海拔2,700至3,400公尺；楚南氏山椒魚是海拔2,700至3,300公尺；阿里山山椒魚分布最廣，從2,000至3,600公尺都有發現。

在緯度的分布上，觀霧山椒魚分布在台灣的最北界，且只在雪山山脈出現。北從小烏來的東眼山，觀霧地區是牠分布的



台灣原生山椒魚的分布。楚南氏山椒魚分布南端與阿里山山椒魚分布北端間，約在安東軍山南、丹大、七彩湖、六順山地區並非沒有山椒魚，而是至今尚無正式的山椒魚調查研究與遺傳分類研究。

最西與最南界，明池與鴛鴦湖則是其分布的東界。研究另顯示，觀霧山椒魚大多分布在淡水河河系的源頭。

台灣山椒魚則分布在雪山山脈與中央山脈的北段，雪山山脈鎮西堡是已知的最北界，小雪山的天池是最西界。東界是中央山脈的南湖大山與合歡山，能高天池是其南界。分布的水域主要在大甲溪、大安溪與大肚溪上游源頭。

楚南氏山椒魚目前只在中央山脈被發現，合歡山區是牠們分布的最北界，調查到的棲地最南界在安東軍山，但至今仍缺安東軍山南端六順與七彩湖的資料。有趣的是，楚南氏山椒魚分布的最東界已達奇萊以東的立霧主山，這證實了台灣的山椒魚可以由西往東越過中央山脈稜線拓遷至流向太平洋溪流的源頭。楚南氏山椒魚分布的河流域主要在濁水溪、大肚溪與木瓜溪流流域源頭。

阿里山山椒魚的棲地在台灣最南端，分布範圍是台灣各種山椒魚中最廣的，北至丹大

台灣原生山椒魚是台灣唯一的有尾兩棲類，
在冰河時期牠們藉由陸橋自亞洲大陸遷徙至台灣。

多數的山椒魚喜歡躲在石頭材質的遮蔽物底下以避天敵與陽光，且所棲息的石頭上多有苔蘚遮覆，顯然溼度是山椒魚選擇棲地的重要考量之一。

的治茆山，南至北大武山，西至阿里山，東至丹大山，分布的河流流域主要在高屏溪的源頭。至於南湖山椒魚，則是台灣的山椒魚中分布範圍最小的，只在太魯閣國家公園內的山湖山區被發現，分布溪流也只在南湖溪與中央尖溪溪流源頭（屬大甲溪源頭支流）。

上述 5 種台灣山椒魚分布在全島的各高海拔山區，且棲地幾乎沒有重疊。為何會有這種獨特不重疊的分布形式，甚為有趣，也是學者想了解的問題。

2016 年，臺灣大學與臺灣師範大學合作共同進行了 104 隻太魯閣國家公園的山椒魚對於棲地喜好的研究，資料包括 35 隻楚南氏山椒魚、35 隻台灣山椒魚與 34 隻南湖山椒魚。研究發現：這 3 種山椒魚大都喜好利用針葉與闊葉混合溪流的源頭做為棲地。南湖山椒魚與楚南氏山椒魚因棲地多位於較高海拔，所以約有 20.6% 與 14.3% 的個體會利用高山草原與針葉林棲息。調查也發現多數的山椒魚喜歡躲在石頭材質的遮蔽物底下以避天敵與陽光，且所棲息的石頭上多有苔蘚遮覆，顯然溼度是山椒魚選擇棲地的重要考量之一。

台灣山椒魚與南湖山椒魚在底質是碎石子棲地發現的甚多，但在腐植土的微棲地發現的則以楚南氏山椒魚居首。阿里山山椒魚遮蔽物以石塊為主，少部分會利用木塊為遮蔽物，但會隨著棲地遮蔽物種類的不同而有變化。阿里山山椒魚以使用泥土基質為主。觀霧山椒魚遮蔽物也以石塊為主，基質以泥土、腐植土與碎石為主，惟不同樣區間會有些微的差異。

山椒魚的起源假說

2006 年美國加州大學 Zhang 等人分析了小鯢科 15 個完整粒線體基因組全長 DNA 序

列後，推論小鯢科應起源於中國的北部（約在 110 百萬年前）。隨後中國學者 Li 等人（2011 年）也分析了全世界 30 種山椒魚粒線體中 9 至 10 個基因的 DNA 序列資料庫，進行地理親緣關係的研究，而認同播遷的說法。他們發現山椒魚的最近共同祖先是分布在日本西南與北海道等地的山椒魚，因而提出最早的小鯢屬應起源於日本西南（即：從日本西南出發論）。

再與世界各地的山椒魚比對，Li 等人（2011 年）學者發現台灣的原生山椒魚與日本西南的山椒魚親緣關係最近，這也是最早從祖先群分歧出來的類群；再經分子鐘計算與地理事件，推測台灣的山椒魚應在漸新世（Oligocene, 25.9 ~ 40.0 百萬年前）由日本西南方的山椒魚分歧出來，經由當時的陸橋：「台灣與日本間的台灣—新畿褶皺帶」播遷至台灣，在之後的間冰期經海水隔離。因此推測台灣的山椒魚應屬小鯢屬裡較古老的種。台灣島內的山椒魚分歧時間約在中新世（Miocene, 14.4 ~ 28.17 百萬年前）開始。Li 等人的分析結果駁斥了台灣的山椒魚來自與亞洲大陸地理隔離的假說，而認同播遷自日本西南播遷至台灣的說法。

為何台灣的山椒魚與日本而不是大陸山椒魚的親緣關係最近呢？是否早期大陸也曾有與台灣的山椒魚親緣較近的品種，但因後來的氣候動盪而消失了呢？因此，台灣的山椒魚究竟是由日本或是大陸拓遷而來？這個令人迷惑的問題可能需要跨領域整合研究來解答。

利用粒線體 DNA 的親緣關係分析，台灣島內 5 種原生山椒魚都可各自形成一個獨立且差異明顯的遺傳類群。其中，觀霧山椒魚的遺傳分群最先由日本與亞洲大陸的山椒

魚獨立出來，遺傳距離也與日本和亞洲大陸的山椒魚最近。重要的是，觀霧山椒魚的親緣關係也與台灣的其他 4 種山椒魚明顯不同。剩下的 4 種山椒魚，又以楚南氏山椒魚與阿里山山椒魚遺傳親緣關係最近，明顯與南湖山椒魚與台灣山椒魚不同。

在合歡山區可以同時調查到楚南氏山椒魚與台灣山椒魚兩種，且有鄰域分布的現象。究竟這兩種山椒魚是在間冰期由不同的棲地播遷再次接觸，或是經歷很嚴苛的事件後分化獨立出來的？這問題需進一步研究。

有趣的是，南湖山椒魚與部分的台灣山椒魚在大甲溪上游的中央尖溪源頭也有共域的現象，但這兩種山椒魚的遺傳親緣關係卻相當遠，且統計上支持南湖山椒魚與台灣山椒魚是同一系群的證據並不高。但南湖山椒魚與台灣山椒魚為何會演化成如此不同的特有種？南湖山椒魚是否曾經歷非常嚴苛的演化選汰，而形成如此獨特且與台灣山椒魚不同的遺傳特徵，這些都是台灣的生物演化領域中值得深入探討的課題。

分析台灣山椒魚在世界山椒魚的親緣演化地位時，可發現 5 種山椒魚都分派在同一個遺傳類群上，據此賴俊祥老師推論台灣的 5 種山椒魚應演化自共同的祖先。根據他的分析：台灣的山椒魚與亞洲大陸山椒魚分歧時間 450 至 800 萬年前（平均 638 萬年），而台灣山椒魚的共祖時間在 250 萬至 450 萬年前（平均是 356 萬年前）。台灣山椒魚與亞洲的山椒魚的共同祖先應該在台灣島外分歧，而後播遷進入台灣。他認為台灣 5 種山椒魚應是在 356 至 638 萬年前就播遷到台灣，而後在台灣各自演化（島內分化論）。但是上述的論點至今仍沒有證據可資證明台灣的山椒魚是來台灣後才分化，或是在其他地方分化後才各自拓遷來台（島外分化論）。

之前，筆者曾證明台灣的山椒魚擁有翻越山脈稜線播遷的能力，可資支持賴老師的



賴俊祥老師說：當你俯身直視山椒魚時，你將會發現牠的微笑曲線。（圖片來源：麥覺明導演）

推測。但台灣 5 種山椒魚若真是在台灣島內分化，為何至今沒有發現任何不同種山椒魚間的遺傳中間型，且現今山椒魚也各自分布在不同河系的源頭。有無可能是台灣的 5 種山椒魚在島外其他地區分化，於冰河期各自經由不同的河系由亞洲大陸或日本播遷來台灣？顯然，這個演化的歷史謎團需要更多的國際合作與研究才有辦法得解。

台灣原生山椒魚的威脅

有尾兩棲類利用的微棲地都屬於氣溫異質性低的環境。在研究阿里山山椒魚與觀霧山椒魚的棲地利用時，研究人員發現山椒魚對棲地有頗高的依戀性與較低的活動範圍。在 2002 年 4 月至 2006 年 3 月的研究期間，他們測得阿里山山椒魚活動範圍約 64.9 ± 29.6 （MCP 方法）至 58.6 ± 27.8 平方公尺，個體年活動距離平均是 14.2 公尺；北插天山觀霧山椒魚的活動範圍則是 2.5 至 55.8 平方公尺。

2009 年臺灣大學侯文祥老師的研究，也顯示不同基質的棲地底質，如石頭或黏土、坡度大小都會顯著影響阿里山山椒魚的攀爬能力。因此，棲地地景的改變，如暴雨、颱風、拓墾與不適當的人造地景，對於山椒魚的移動、播遷與繁殖，都有相當大的影響。

棲地地景的改變，如暴雨、颱風、拓墾與不適當的人造地景，對於山椒魚的移動、播遷與繁殖，都有相當大的影響。

2016年文化大學巫奇勳老師針對觀霧山椒魚選溫偏好的研究，顯示觀霧山椒魚對溫度的適應力甚差，無法很快地適應氣候暖化，顯示氣候的變遷會劇烈威脅山椒魚的生存。南湖山椒魚的數量與生存棲地範圍都是台灣的山椒魚中最小與最窄的，只分布在南湖溪與中央尖溪上游源頭，已被IUCN列為極瀕危物種。雪上加霜的是，審馬陣山屋與南湖山屋都設置在南湖溪上游源頭，近幾年登山遊客倍增，有些好奇的遊客會翻找南湖山椒魚，嚴重干擾其生態。再加上廁所指標不清，登山客常如廁在不恰當的地點，廁所位置又恰好在溪流源頭，致使南湖山椒魚的棲地嚴重遭到污染。2016年審馬陣棲地進行了3次的山椒魚監測研究，都沒有發現任何山椒魚，南湖山屋與舊雲稜山屋棲地的山椒魚也遠低於過去的紀錄。

山椒魚除面臨氣候變遷與人為活動的威脅外，也因缺乏台灣原生山椒魚的生活史、棲地因子等研究資料，導致在規劃人為設施時（如步道設置、山屋與廁所），無法把影響山椒魚存活的环境因子納入考量，危及了山椒魚的生態。櫻花鉤吻鮭與台灣原生山椒魚同是台灣重要的冰河孑遺物種，但前者獲得較多關愛的眼神，每年投注的保育研究經費甚多，惟對更為古老的後者，補助的經費卻如杯水車薪。

其實，櫻花鉤吻鮭屬櫻鮭亞種，而5種台灣原生山椒魚全是台灣特有種，且各有其分布的地理位置。山椒魚在台灣的歷史久遠且分布遠比櫻花鉤吻鮭廣，且可做為氣候變遷研究的指標生物，提供研究地理親緣、地景變遷等的重要模式，這都是櫻花鉤吻鮭無法提供的。再者，山椒魚的研究門檻較高，

研究人員除需具備山椒魚的背景知識與熱誠外，還需爬涉到海拔2,000至3,000公尺以上險峻的高山河流源頭進行野外調查，也需克服惡劣氣候的挑戰。在經費短缺、野外研究人才尋求不易與研究環境險惡的條件下，政府應積極幫忙提供經費、好的研究裝備與建構安全的野外研究環境。

若能清楚地告訴年輕人，台灣高海拔山椒魚的生態、重要性，以及那些曾為山椒魚研究而犧牲的前輩的故事，將可激發年輕人對台灣這塊土地更高的認同感。不然，每次解說台灣的山椒魚時，除了介紹「台灣的山椒魚是冰河孑遺生物」還有什麼可說的呢？

後記：謹把本文獻給2016年6月27日因研究山椒魚而於奇萊山區殉職的賴俊祥老師與深愛他的家人。更感謝為完成賴老師的遺志，一起努力的野外研究助理：方翔先生、鄭勝文先生、林祐竹小姐、游佩儒小姐與吳思聰先生，還有感謝太魯閣國家公園所有的幫忙。

朱有田

臺灣大學動物科學技術學系

賴俊祥（已故）

臺灣師範大學生命科學系

呂光洋

臺灣師範大學生命科學系（已退休）
