

台江國家公園底棲頭足類種類組成之時空變化

吳億鈴¹，何瓊紋²，陳煦森³，陳國書⁴，徐顥雯⁵，陳志遠⁶，陳孟仙^{1,7,8}

¹國立中山大學海洋生態與保育研究所；²國立中興大學生命科學系；³國立屏東科技大學水產養殖系；⁴國家海洋研究院海洋生態及保育研究中心；⁵台江國家公園解說教育課；⁶國立高雄科技大學海洋環境工程系；⁷國立中山大學海洋科學系；⁸通訊作者 E-mail:

mhchen@mail.nsysu.edu.tw

[摘要] 本研究整理海洋研究船「海研三號」與「新海研三號」於 2007-2010 年 (前期)與 2016-2021 年 (後期)的台江國家公園海域底拖調查資料，共採獲頭足類 6 科 12 屬 24 分類物種 (taxa)，記錄 34%臺灣近海底拖頭足類。台江國家公園沿岸海域 (海管一)捕獲 20 種，多為經濟型物種，澎湖水道海域 (海管二) (澎湖水道)捕獲 9 種，多為稀有非商業捕撈之頭足類。園區內的底棲頭足類有明顯的時空分布，空間變化上可依水深分為「沿岸群」(12-76 公尺)與「水道群」(96-173 公尺)兩群，兩海域的優勢種分別為唇瓣烏賊 (*Sepia lycidas*)和墨氏四盤耳烏賊 (*Euprymna morsei*)。時間變化上，日本暗耳烏賊 (*Inioteuthis japonica*)、火槍魷 (*Loliolus beka*)和杜氏槍魷 (*Uroteuthis duvaucelii*)在後期的豐度顯著減少($p < 0.05$)，且條紋蛸 (*Amphioctopus marginatus*)後期在澎湖水道深水區的豐度較高。頭足類群聚的時空分布的差異反映各種頭足類對環境的適應選擇，前後期頭足類豐度的變動可能與全球環境變遷及臺灣海峽的漁業資源量下降等因素有關。

關鍵字：水溫、水深、澎湖水道、台江國家公園、頭足類、時空變化

Spatiotemporal Variation on the Species Composition of Benthic Cephalopods in Taijiang National Park, Taiwan

Yi-Ling Wu¹, Chuan-Wen Ho², Hsu-Sen Chen³, Kuo-Shu Chen⁴, Yi-Wen Hsu⁵, Chiee-Young Chen⁶ and Meng-Hsien Chen^{1,7,8}

¹Institute of Marine Ecology and Conservation, National Sun Yat-sen University; ²Department of Life Sciences, National Chung Hsing University; ³Department of Aquaculture, National Pingtung University of Science and Technology; ⁴Marine Ecology and Conservation Research Center, National Academy of Marine Research; ⁵Interpretation and Education Section, Taijiang National Park; ⁶Department of Marine Environmental Engineering, National Kaohsiung University of Science and Technology; ⁷Department of Oceanography, National Sun Yat-sen University; ⁸Corresponding author E-mail:

mhchen@mail.nsysu.edu.tw

ABSTRACT The R/V *Ocean Researcher III* and the R/V *New Ocean Researcher III* were used to collect trawling data in Taiwan during 2007-2010 (preliminary phase) and 2016-2021 (final phase). In total, the vessels collected 24 taxa that belonged to 12 genera and 6 families, covering 34% of coastal cephalopods in Taiwan. The species number of cephalopods in Taijiang National Park was different, with 20 species found in Chiku

coastal waters (MEUA1) and nine species in Penghu Channel (MEUA2), and they were mostly rare and non-commercial species. Cephalopod assemblages in Taijiang National Park could be divided into two groups: “Coastal group” (12-76 m in water depth) and “Channel group” (96-173 m in water depth). The dominant species in the two groups varied, which were *Sepia lycidas* and *Euprymna morsei*, respectively. In terms of temporal changes, the abundance of *Inioteuthis japonica*, *Loliolus beka*, and *Uroteuthis duvaucelii* decreased significantly ($p < 0.05$) in the final phase. In addition, *Amphioctopus marginatus* appeared to have migrated to deeper waters of Penghu Channel in recent years. The differences in cephalopod assemblage reflect the results of environmental tolerance of various species, whereas the variation in abundance in different phases could be related to global environmental changes or decreasing fisheries resources in the Taiwan Strait.

Keywords: water temperature, water depth, Penghu Channel, Taijiang National Park, cephalopod, spatiotemporal variation

前言

頭足類 (Cephalopod) 包括鸚鵡螺 (*Nautilus*)、烏賊 (cuttlefish)、章魚 (octopus) 和管魷類 (squid) (Boyle and Rodhouse 2008)。現今世界上已紀錄約 800 種的頭足類 (Rodhouse *et al.* 2014)，在南海記錄有 32 科 153 種 (Norman *et al.* 2016)，臺灣近岸砂泥底質環境則已記錄有 30 科 65 屬 102 種 (盧重成和鍾文松 2017)。臺灣地處熱帶與亞熱帶交界的環境，西部海域多為適合底棲頭足類棲息的砂泥海床，且西太平洋更為世界上頭足類分布的熱點區域 (Rosa *et al.* 2019)。臺灣周邊海域所記錄的頭足類種數約佔世界的八分之一，但臺灣海峽 (Taiwan Strait) 與臺灣西部沿岸海域的頭足類多樣性調查研究仍然有限，所記錄的頭足類研究多以高經濟價值之鎖管 (槍魷科 *Loliginidae*) 為主 (王凱毅 2009, Ching *et al.* 2017, 陳瑞谷等 2019)。

臺灣海峽位於東海 (East China Sea) 與南海 (South China Sea) 的過渡地帶，季節性的水團變化形成獨特的水文環境 (Jan *et al.* 2010)。Lu (1998) 整理早期的頭足類名錄，發現臺灣周邊海域與臺灣海峽至少有 14 科 28 屬 64 種頭足類，盧重成 (2008) 再次整理名錄發現累積種數達 93 種，近年最新版的《臺灣產頭足類動物圖鑑》則記錄 102 種 (盧重成和鍾文松 2017)。徐顥雯 (2019) 分析臺灣西南海域 (王

功至枋寮沿海) 的頭足類種類組成，共紀錄底棲頭足類 5 科 11 屬 26 種，七股海域捕獲 10 種，並有空間分布的差異。彭彥菱 (2019) 於 2000-2004 年的近海底拖調查共捕獲 15 科 36 屬 71 種，為目前臺灣最廣泛調查頭足類分布之研究。此外，宋普慶等 (2012) 調查臺灣海峽南部游泳動物的多樣性，紀錄魚類 273 種、甲殼類 81 種、頭足類 19 種，其中以火槍魷 (*Loliolus beka*) 為頭足類中的最優勢種，佔漁獲量 3% 以上。

台江國家公園位於臺灣的西南部，為臺灣第八座國家公園，轄區涵蓋陸域與海域。海域部分的面積約 34,405 公頃，包含園區內沿岸水深 20 公尺以淺的「海域一般管制區一」(海管一, MEUA1)，以及鹿耳門段至澎湖東吉嶼長 54 公里寬 5 公里的澎湖水道海域，稱之為「海域一般管制區二」(海管二, MEUA2)。園區內包含沿海濕地、沿岸海域及海溝等多樣的海洋生態環境。陳孟仙等 (2016、2017、2018、2019) 彙整多年的調查資料與文獻，得知台江國家公園紀錄有 798 種魚類、84 種蝦類、139 種蟹類、17 種頭足類，佔臺灣各類物種紀錄的 16-25% 之多。是首篇記錄園區內頭足類物種名錄之研究調查報告，但並未深入分析討論其時空分布的差異。因此，本研究整理 2007-2010 年 (前期) 與 2016-2021 年 (後期) 共 10 年的底拖調查資料，了解台江國家公園內海管一與海管二底棲性頭足類的種類組成，並分析園區內

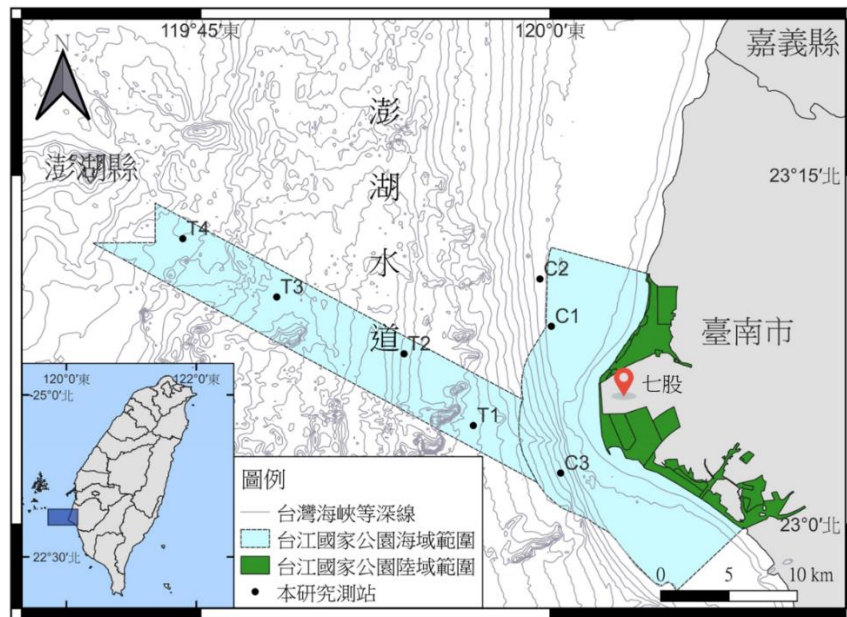


圖 1. 2007 年至 2021 年，本研究於台江國家公園海域之採樣圖。C1-C3 為海管一採樣測點，T1-T4 為海管二採樣測點

前後十年間頭足類物種的時空變化。

材料與方法

一、環境描述

台江國家公園的兩海域有明顯的水深差異。海管一的海床深度較淺，七股北側 (C1、C2) 多為水深 30 公尺以淺的環境 (圖 1)，是細砂及中砂為主的砂質海床，七股南側的 C3 測點水深約 40-75 公尺，該海域為等深線密集的斜坡地形 (圖 1)，也是砂質海床 (陳國書等 2020, 陳煦森等 2021)。海管二的澎湖水道為海谷地形 (圖 1)，水深最深可達約 200 公尺 (Jan and Chao 2003)，底質的粒徑組成以礫砂混合質為主 (陳國書等 2020, 陳煦森等 2021)。

二、採樣地點與方法

本研究的調查地點與陳國書等 (2020)、陳煦森等 (2021)、陳姿君等 (2022) 相同，採樣測站分別為海管一的近岸測點 C1、C2、C3 與海管二的離岸測點 T1、T2、T3、T4 (圖 1)。採樣時間為 2007-2010 年與 2016-2021 年，2007-

2010 年 (前期) 僅在 C1、C2 測點進行採樣作業，2016-2021 年 (後期) 新增七股南側的 C3 測點與澎湖水道的 T1、T2、T3、T4 測點。以研究船「海研三號」與「新海研三號」的改良桁桿式底拖網 (網桿長 6 m、網長 8 m、網身全網目 40 mm、網尾全網目 25 mm) 進行頭足類樣本的採集。每次採樣以船速 2 節，沿等深線拖網 30 分鐘。樣本捕獲後記錄測站與隻數，以船上的 -20°C 冷凍庫保存，再攜回實驗室進行鑑定與測量。各測站以溫鹽深儀 (Conductivity, Temperature, Depth) 蒐集該區的水文因子，包括水溫、鹽度與溶氧等，供後續環境資料處理與分析。

三、種類鑑定與數據分析

頭足類依據形態種 (Morphology species) 進行分類鑑定，參考盧重成和鍾文松 (2017) 《臺灣產頭足類動物圖鑑》與 Okutani (2015) 《Cuttlefishes and Squids of the World》鑑定至種或屬。數據處理係以漁獲單位努力量 (Catch per unit effort, CPUE) 進行標準化，將捕獲數量除以該網次作業時間與掃海面積，以取得每網次的單位豐度資料。以多變數統計軟體 Primer

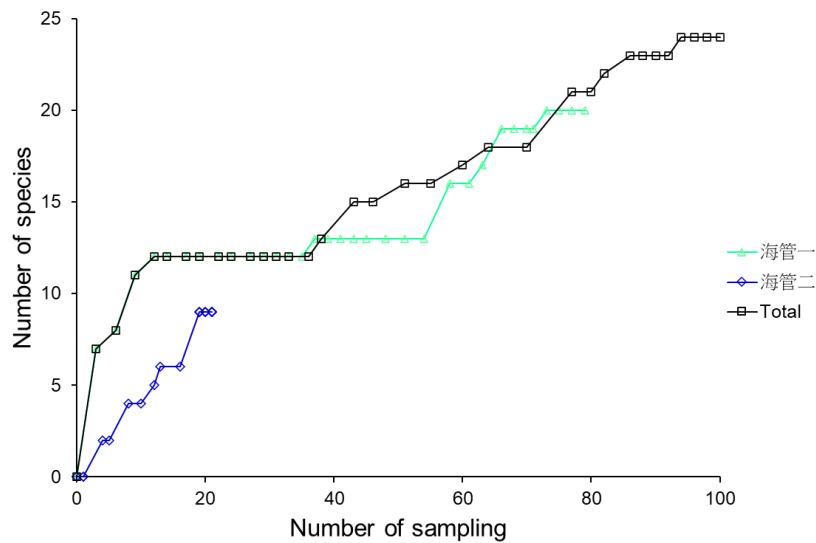


圖 2. 本研究採樣網數與捕獲頭足類種數累積圖

表 1. 本研究於台江國家公園海域內捕獲頭足類於各測點的每網次平均豐度(ind./10⁴ m²)表

Site	測點	海管一			海管二			
		C1	C2	C3	T1	T2	T3	T4
Net	網次數	31	40	8	6	7	4	4
Depth (m)	水深	12-27	21-59	40-76	111-160	139-173	150-162	96-116
Species	中文名							
<i>Sepia lycidas</i>	唇瓣烏賊	1.655	1.282	0.450				
<i>Inioteuthis japonica</i>	日本暗耳烏賊	0.726	1.237	0.562				
<i>Euprymna berryi</i>	貝瑞氏四盤耳烏賊	0.174	0.540	0.900				
<i>Amphioctopus marginatus</i>	條紋蛸		0.022	0.787	0.150			0.225
<i>Amphioctopus aegina</i>	砂蛸	0.232	0.495	0.225				
<i>Loliolus beka</i>	火槍魷	0.552	0.247					
<i>Euprymna morsei</i>	莫氏四盤耳烏賊	0.029	0.022					0.675
<i>Sepia hirunda</i>	燕尾烏賊			0.112				0.450
<i>Sepia pharaonis</i>	虎斑烏賊	0.087	0.337					
<i>Hapalochlaena cf. maculosa</i>	擬小環豹紋蛸			0.112				0.225
<i>Sepia spp.</i>		0.058	0.090			0.129		
<i>Euprymna spp.</i>		0.232						
<i>Sepia filibrachia</i>	線腕烏賊							0.225
<i>Octopus SP1</i>							0.225	
<i>Octopus SP2</i>							0.225	
<i>Uroteuthis duvaucelii</i>	杜氏槍魷	0.058	0.157					
<i>Abralia multihamata</i>	多鉤鉤腕魷				0.150			
<i>Amphioctopus fangsiao</i>	短蛸			0.112				
<i>Sepiadarium kochii</i>	寇氏擬耳烏賊			0.112				
<i>Sepia esculenta</i>	金烏賊	0.087						
<i>Metasepia tullbergi</i>	花烏賊	0.029						
<i>Abdopus SP1</i>		0.029						
<i>Uroteuthis chinensis</i>	中國槍魷		0.022					
<i>Loliolus SP1</i>			0.022					
Total		3.948	4.477	3.375	0.300	0.129	0.450	1.800
Total species (taxa)		13	12	9	2	1	2	5

v 6.1.6 與統計軟體 R (R Core Team 2022, v 4.3.0) 進行資料分析。非度量多維尺度分析 (non-metric multidimensional scaling, nMDS)：以 Bray-Curtis 距離法估算資料間的距離，並轉換為二維以呈現資料的群聚差異。集群分析 (Cluster analysis)：將資料依據相似程度分組後以樹狀圖呈現，分支愈近表示兩點的資料愈相似。利用貢獻度百分比 (Similarity percentage, SIMPER) 探討物種對分群之貢獻程度。以相似度分析 (Analysis of similarities, ANOSIM) 檢測各分群之間的顯著性，Significance level < 5% 表示具統計顯著，Global R 值介於 0-1 間，愈高表示群聚間的差異愈大。為避免優勢種過度主導分析結果，將資料以平方根 (Square root) 轉換，stress 值小於 0.2 表示計算結果較符合實際情況。獨立樣本 t 檢定 (Independent sample t-test)：用以分析前後期頭足類物種的豐度差異，p-value < 0.05 表示達統計顯著。

結果

一、頭足類物種多樣性

本研究在台江國家公園共採獲頭足類 6 科 12 屬 24 分類物種 (taxa)。由物種累積圖顯示在海管一 (79 網次) 的物種數已達穩定狀態，但在海管二 21 網次的調查中，物種仍在增加中未達穩定，若增加採樣頻度，物種數則會持續增加 (圖 2)。

兩海域有不同的種類組成，海管一捕獲 6 科 20 種，前三優勢種分別為唇瓣烏賊 (*Sepia lycidas*)、日本暗耳烏賊 (*Inioteuthis japonica*) 與貝瑞氏四盤耳烏賊 (*Euprymna berryi*)。海管二採獲 4 科 9 種，包括烏賊科的燕尾烏賊 (*S. hirunda*)、線腕烏賊 (*S. filibrachia*)、*Sepia* spp.，章魚科的條紋蛸 (*Amphioctopus marginatus*)、擬小環豹紋蛸 (*Hapalochlaena* cf. *maculosa*)、*Octopus* SP1 和 *Octopus* SP2，耳烏賊科的墨氏四盤耳烏賊 (*E. morsei*)，和武裝魷科的多鈎鈎腕魷 (*Abralia multihamata*) (表 1)。

二、頭足類物種組成的空間差異

台江國家公園內頭足類的分布有明顯的空間差異。海管一 (C1-C3 測點) 之種類組成較相似 (圖 3)，而與海管二 (T1-T4 測點) 頭足類的種類組成有明顯差異，相異程度為 97.68% (表 2)。以 ANOSIM 分析頭足類在兩海域的分群達統計顯著 (Significance level = 0.1%，Global R = 0.723)。因此，台江國家公園內的頭足類可分為「沿岸群」與「水道群」二群。造成兩海域分群差異的前四貢獻物種依序為唇瓣烏賊、日本暗耳烏賊、貝瑞氏四盤耳烏賊和砂蛸 (*Amphioctopus aegina*)，也是園區內的前四優勢物種，累計貢獻度佔 51.70% (表 2)。

部分頭足類物種僅於少數測站捕獲。例如：火槍魷 (*Loliolus beka*)、虎斑烏賊 (*S. pharaonis*) 和杜氏槍魷 (*Uroteuthis duvaucelii*) 等僅分布在七股北側沿海 (C1、C2)，寇氏擬耳烏賊 (*Sepiadarium kochii*) 和短蛸 (*Amphioctopus fangsiao*) 則在七股南側的 C3 測點。分布廣泛的物種包括莫氏四盤耳烏賊，在七股北側沿岸 (C1、C2) 和澎湖水道 (T4) 均有捕獲。條紋蛸則分布在 C2、C3 測點與水道的 T1 和 T4 測點。擬小環豹紋蛸和燕尾烏賊則分布在七股南側海域 (C3) 與水道海域外側 (T4) (表 1、圖 4)。

三、頭足類豐度的時間變化

台江國家公園海域內沿岸群頭足類的物種組成在前期 (2007-2010 年) 與後期 (2016-2021 年) 並無明顯的時間差異 (圖 3、圖 5)。以 ANOSIM 檢測其分群顯著性，結果亦不顯著 (Significance level = 96.8%)。

然而，部分優勢種具有明顯的前後期豐度的差異，呈現後期較前期減少的現象 (表 3)。其中，日本暗耳烏賊的豐度從前期的 1.39-1.65 ind./ 10⁴ m² 減少為 0.36-0.90 ind./ 10⁴ m² (p-value = 0.046, p < 0.05)，火槍魷的豐度 (0.45-1.55 ind./ 10⁴ m²) 減少為 0.08 ind./ 10⁴ m² (p-value = 0.031, p < 0.05)，杜氏槍魷的豐度 (0.16-0.30 ind./ 10⁴ m²) 減少為 0.04 ind./ 10⁴ m²

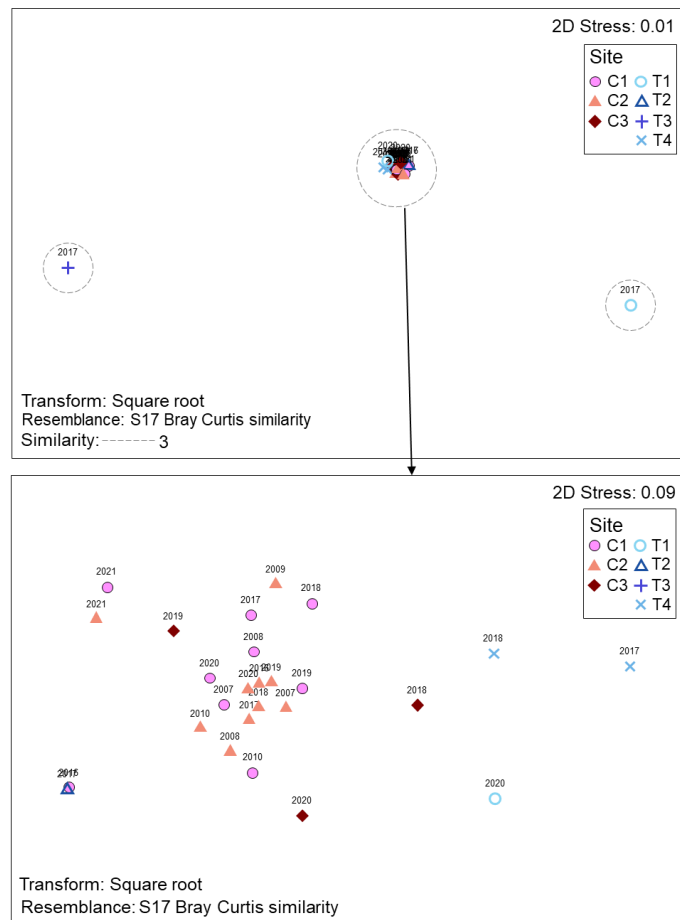


圖 3. 本研究於台江國家公園海域內捕獲頭足類的非度量多維尺度分析(nMDS)結果。圖中數字為不同的採樣年度

表 2. 本研究於台江國家公園海域內頭足類之分群貢獻度百分比(SIMPER)分析結果

Species	中文名	海管一		海管二		Contrib%	Cum.%
		Av.Abund	Av.Abund	Av.Diss	Diss/SD		
<i>Sepia lycidas</i>	唇瓣烏賊	0.93	0.00	18.99	1.27	19.44	19.44
<i>Inioteuthis japonica</i>	日本暗耳烏賊	0.69	0.00	13.06	0.87	13.37	32.81
<i>Euprymna berryi</i>	貝瑞氏四盤耳烏賊	0.45	0.00	10.87	0.64	11.13	43.94
<i>Amphioctopus aegina</i>	砂蛸	0.37	0.00	7.58	0.82	7.76	51.70
<i>Amphioctopus marginatus</i>	條紋蛸	0.07	0.27	6.83	0.57	6.99	58.69
<i>Sepia hirunda</i>	燕尾烏賊	0.02	0.22	5.27	0.55	5.40	64.09
<i>Sepia</i> spp.		0.12	0.07	4.80	0.53	4.92	69.00
<i>Loliolus beka</i>	火槍魷	0.26	0.00	4.56	0.61	4.67	73.67
<i>Sepia pharaonis</i>	虎斑烏賊	0.22	0.00	3.71	0.66	3.80	77.48
<i>Abralia multihamata</i>	多鉤鉤腕魷	0.00	0.11	3.48	0.37	3.56	81.04
<i>Euprymna morsei</i>	莫氏四盤耳烏賊	0.04	0.19	3.33	0.51	3.41	84.44
<i>Octopus</i> SP1		0.00	0.11	2.73	0.39	2.80	87.24
<i>Octopus</i> SP2		0.00	0.11	2.73	0.39	2.80	90.04
Average dissimilarity = 97.68							

(p -value = 0.027, $p < 0.05$)。整體而言，七股沿海 C1、C2 測點的頭足類平均豐度在後期 (3.15-3.80 ind./ 10^4 m²)較前期 (5.30-5.40 ind./ 10^4 m²)為低，但並不具統計的顯著性 (p -value

= 0.103)(表 3)。另外，條紋蛸在 2007-2010 年 (前期)僅在水深 40 公尺的 C2 測點捕獲，但 2016-2021 年 (後期)並未於七股沿岸(C1 和 C2 測站)捕獲，而是在南側 C3 測點 (水深 63 公

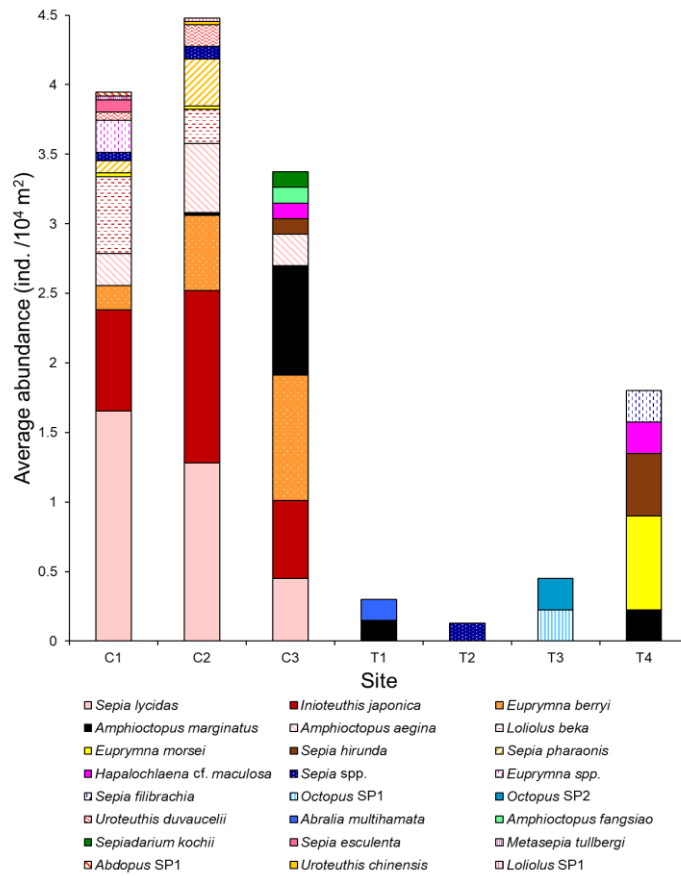


圖 4. 2007 年至 2021 年，台江國家公園捕獲的頭足類每網次平均豐度(ind./10⁴ m²)堆疊圖。C1-C3 為海管一測點，T1-T4 為海管二測點

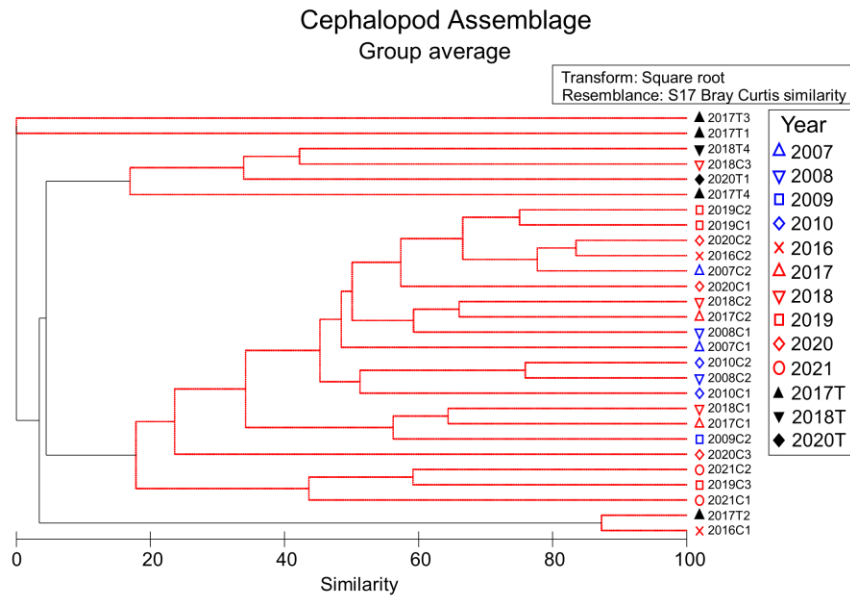


圖 5. 本研究於前期(2007-2010 年)與後期(2016-2021 年)採獲頭足類物種組成之集群分析結果。圖中紅色線表示資料間無顯著的相似度差異(Permutation tests, $p > 0.05$)

表 3. 台江國家公園前期(2007-2010 年)與後期(2016-2021 年)海管一 C1、C2 測點採樣之每網次頭足類平均豐度(ind./10⁴ m²)與 t 檢定(Independent sample t-test)分析結果

		前期(2007-2010)		後期(2016-2021)		
		海管一		海管一		
Site	測點	C1	C2	C1	C2	
Net	網次數	11	18	20	22	P-value
Scientific name	中文名					
<i>Sepia lycidas</i>	唇瓣烏賊	1.064	0.850	1.980	1.636	0.230
<i>Inioteuthis japonica</i>	日本暗耳烏賊	1.391	1.650	0.360	0.900	0.046*
<i>Euprymna berryi</i>	貝瑞氏四盤耳烏賊	0.082	0.750	0.225	0.368	0.604
<i>Amphioctopus aegina</i>	砂蛸	0.245	0.600	0.225	0.409	0.521
<i>Amphioctopus marginatus</i>	條紋蛸		0.050			0.231
<i>Loliolus beka</i>	火槍魷	1.554	0.450		0.082	0.031*
<i>Sepia pharaonis</i>	虎斑烏賊		0.450	0.135	0.245	0.617
<i>Euprymna</i> spp.		0.654				0.174
<i>Uroteuthis duvaucelii</i>	杜氏槍魷	0.164	0.300		0.041	0.027*
<i>Sepia</i> spp.		0.082	0.150	0.045	0.041	0.256
<i>Euprymna morsei</i>	墨氏四盤耳烏賊			0.045	0.041	0.239
<i>Sepia esculenta</i>	金烏賊	0.164		0.045		0.482
<i>Abdopus</i> SP1				0.045		0.410
<i>Metasepia tullbergi</i>	花烏賊			0.045		0.410
<i>Loliolus</i> SP1			0.050			0.231
<i>Uroteuthis chinensis</i>	中國槍魷				0.041	0.410
Total		5.400	5.300	3.150	3.804	0.103
Total species (taxa)		9	10	10	10	

*表示 p-value < 0.05，具統計顯著意義

表 4. 本研究於台江國家公園海域內之各測點環境因子。依序為水深範圍(Depth Range, m)、水深(Depth, m)、底水溫度(Temperature, °C)、底水鹽度(Salinity, psu)、底水溶氧(Dissolved Oxygen, mg/l)

Site	海管一			海管二			
	C1	C2	C3	T1	T2	T3	T4
Depth Range (m)	12-27	21-59	40-76	111-118	139-173	150-162	96-116
Depth (m)	17.37±3.5	29.97±8.5	53.00±12.8	115.00±3.0	161.57±11.7	156.25±5.0	103.00±9.2
	8	6	5	8	5	6	0
Temperature (°C)	27.04±1.8	26.74±2.1	25.49±2.83	21.73±1.06	19.17±0.95	19.19±0.60	19.91±0.49
	7	4					
Salinity (psu)	34.04±0.4	34.05±0.4	34.14±0.32	34.54±0.12	34.64±0.07	34.63±0.04	34.64±0.06
	3	2					
Dissolved Oxygen (mg/l)	6.51±0.26	6.54±0.26	6.10±0.52	5.58±0.25	5.19±0.17	5.30±0.21	5.37±0.18

註：表中的值 M±SD 為平均值±標準差

尺)與水深更深的 T1 和 T4 測點 (96-113 公尺) 捕獲，雖然目前的數據並未具統計的顯著性 (p-value = 0.231)，但暗示後期時條紋蛸可能移棲至澎湖水道的深水環境 (表 1、表 3)。

四、兩海域的環境差異

兩海域的水文因子明顯不同。海管一的平均底水溫度 (25.49-27.04°C)較海管二(19.17-21.73°C)為高 (表 4、圖 6A)；平均底水鹽度 (34.04-34.14 psu)則較海管二 (34.54-34.64 psu) 為低 (表 4、圖 6B)；平均底水溶氧 (6.10-6.54 mg/l)較海管二 (5.19-5.58 mg/l)為高 (表 4、圖 6C)。

五、前後期優勢頭足類的溫鹽適應

前六優勢種以唇瓣烏賊、日本暗耳烏賊、貝瑞氏四盤耳烏賊和砂蛸在後期分布的底水溫度有些微的上升，條紋蛸和火槍魷卻為下降，且水溫變化又以條紋蛸的 28.3-20.3°C 為最明顯 (圖 7A)。底水鹽度變化上，唇瓣烏賊、日本暗耳烏賊和砂蛸在前後期無明顯的鹽度差異 (圖 7B)。然而，後期的貝瑞氏四盤耳烏賊和火槍魷傾向分布於底水鹽度較低的海域，條紋蛸則傾向分布於鹽度較高的海域 (圖 7B)。相較其他優勢物種，條紋蛸和火槍魷的溫鹽適應明顯較為不同 (圖 7A、B)。條紋蛸在前後期的溫鹽適應反映其從淺水遷移到深水 (表

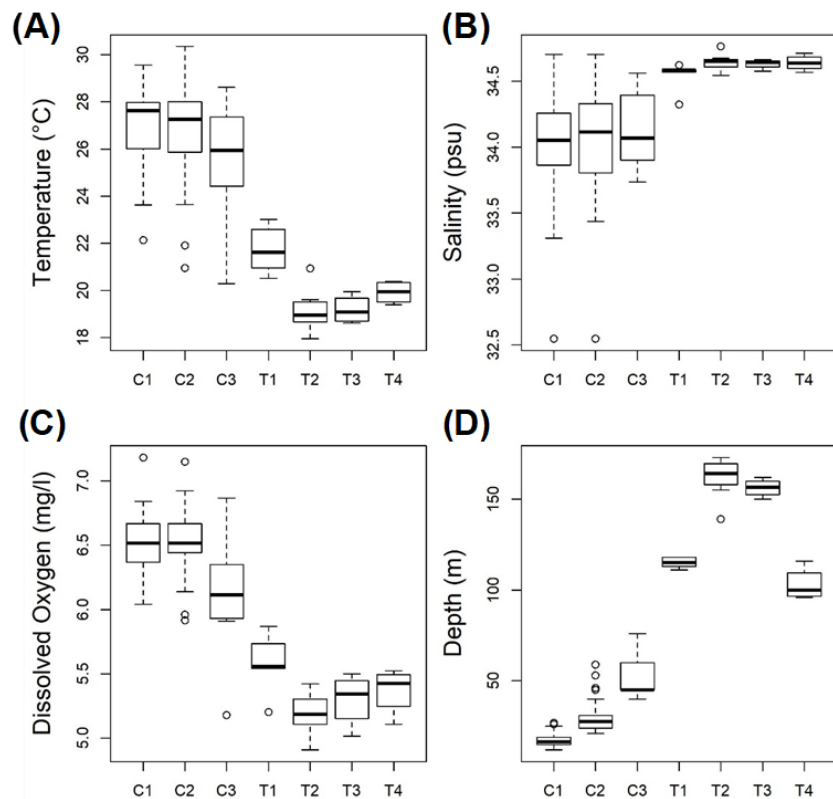


圖 6. 本研究於台江國家公園海域內採樣各測點之環境因子。環境因子分別為(A)底水溫度 (Temperature, °C)、(B)底水鹽度 (Salinity, psu)、(C)底水溶氧 (Dissolved Oxygen, mg/l)、(D)水深 (Depth, m)。盒形圖的虛線上界為最大值，下界為最小值，空心點為離群值。方盒由上而下分別為第三四分位數 (Q3)、中位數 (Q2)、第一四分位數 (Q1)

1、表 3)環境的顯著差異。

討論

台江國家公園內底棲頭足類的多樣性高，目前記錄的頭足類 6 科 12 屬 24 分類物種，佔臺灣近海底棲頭足類物種的 34%，臺灣產頭足類物種名錄之 24%，南海之 15% (表 5) (盧重成 2008, Norman *et al.* 2016, 彭彥菱 2019)。本研究捕獲的頭足類多為底棲性的烏賊科 (Sepiidae) (39.95%)、耳烏賊科 (Sepiolidae) (35.98%) 和章魚科 (Octopodidae) (12.70%)；其中，具垂直水層遷移的槍魷科 (Loliginidae) 佔捕獲量的 10.85%，長範圍遷徙的武裝魷科 (Enoploteuthidae) 則只佔捕獲量的 0.26%，且無捕獲任何柔魚科 (Ommastrephidae) 的大洋性魷魚 (Oceanic squid)，顯示採樣網具的選擇性

與採樣環境棲息的特性。此外，海管二受限海域作業的困難度，累積網數與物種數仍未達穩定，因此目前所記錄該海域的頭足類種類組成尚有不足，後續若增加此海域的採樣可能獲得更多的物種，有待進一步的調查。

台江國家公園海域底棲頭足類的種類組成有明顯的空間差異，可分為「沿岸群」和「水道群」，兩海域的最優勢種分別為唇瓣烏賊與墨氏四盤耳烏賊，為臺灣沿海水深與底質影響底棲頭足類種類組成的首次發現。「沿岸群」棲息於水深 12-76 公尺，底質為軟底質砂泥海床的海域，適合多數的烏賊類及耳烏賊類 (Jereb and Roper 2005)，包括唇瓣烏賊、虎斑烏賊、日本暗耳烏賊和貝瑞氏四盤耳烏賊等的生息。「水道群」棲息於水深 96-173 公尺的海谷，底質為砂質和礁砂混合質 (陳國書等 2020)，棲息的種類為深水性的墨氏四盤耳烏

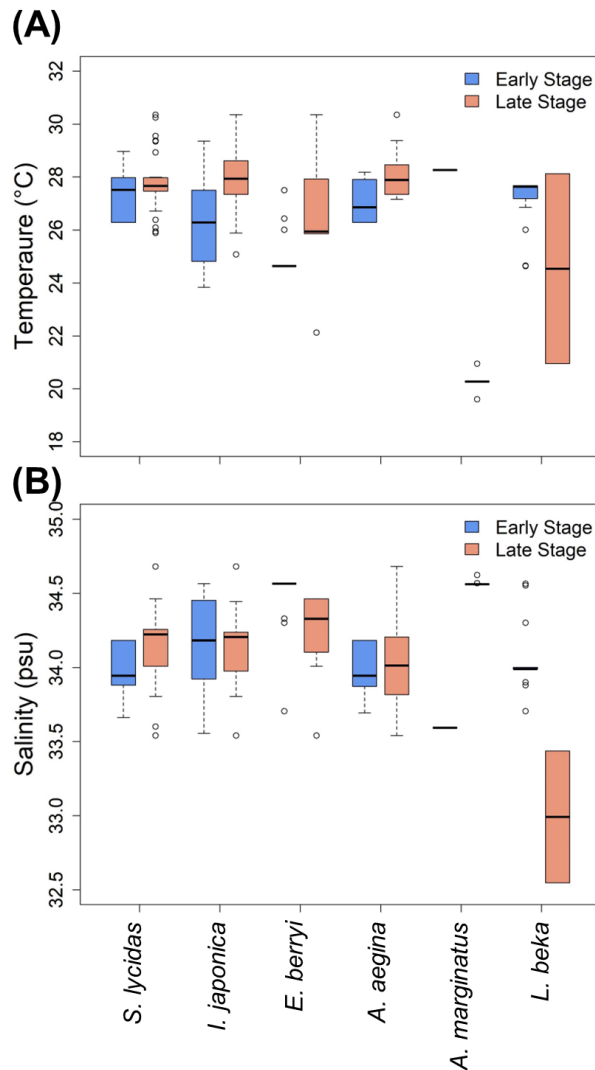


圖 7. 本研究前六優勢種於前期(Early Stage)(2007-2010 年)和後期(Late Stage)(2016-2021 年)之環境因子。環境因子分別為(A)底水溫度(Temperature, °C)、(B)底水鹽度(Salinity, psu)。盒形圖的虛線上界為最大值，下界為最小值，空心點為離群值。方盒由上而下分別為第三四分位數(Q3)、中位數(Q2)、第一四分位數(Q1)

賊和條紋蛸等。水深影響頭足類分布的國外文獻有(1) Collins *et al.* (2001)報導北大西洋的耳烏賊類分布有水深差異，其中 *Sepioida atlantica*、*Sepietta oweniana* 和 *Rondeletiola minor* 分布於水深 300 公尺以淺的海域，*Neorossia caroli* 與 *Rossia macrosoma* 分布於 500-1000 公尺的深海；(2) Visser *et al.* (2021)發現亞速爾群島近海頭足類的分布亦有水深的差異，槍魷科的 *Loligo forbesii* 分布在 500 公尺以淺，而帆魷科 (*Histioteuthis dispar* 和 *H. reversa*)、武裝魷科

(*Enoploteuthis leptura* 和 *Abralia redfieldi*)等則可分布於水深超過 500 公尺以深的海域。本研究首次發現臺灣近海頭足類的種類組成會依水深而異，然而海床底質的差異造成頭足類種類組成的不同，至今則並未有相關文獻報導。

台江國家公園海域內頭足類的物種組成尚無顯著的十年時間的變化差異，但觀察到後期 (2016-2021 年)可能因臺灣海域的海溫上升或漁業資源變化，使得熱帶和亞熱帶種的唇瓣烏賊豐度微幅上升，而亞熱帶種的日本暗耳烏

表 5. 本研究頭足類捕獲種類數與隻與其他文獻之比較

本報告 2023					彭彥菱 2019	陳瑞谷等 2019	徐顯雯 2019	盧重成和鍾文松 2017
研究地點	海管一		海管二		臺灣東北、澎湖、高屏等海域	臺灣西北部海域	臺灣西部王功至枋寮沿海	臺灣周邊海域(含臺灣海峽)
	C1&C2	C3	T					
水深 (m)	12-59	40-76	96-173		10-800	-	10-109	-
Scientific name	中文名				Total			
烏賊科								
<i>Metasepia tullbergi</i>	花烏賊	1		1	+	1	45	+
<i>Sepia esculenta</i>	金烏賊	3		3	+	13	159	+
<i>Sepia filibrachia</i>	線腕烏賊			1	+		7	+
<i>Sepia hirunda</i>	燕尾烏賊		1	2	+		1	+
<i>Sepia lycidas</i>	唇瓣烏賊	114	4	118	+	35	64	+
<i>Sepia pharaonis</i>	虎斑烏賊	18		18	+	2	344	+
<i>Sepia</i> spp.		6		7	+	22	49	
耳烏賊科								
<i>Euprymna berryi</i>	貝瑞氏四盤耳烏賊	30	8	38	+		62	+
<i>Euprymna morsei</i>	墨氏四盤耳烏賊	2		3	+		1	+
<i>Inioteuthis japonica</i>	日本暗耳烏賊	80	5	85	+		81	+
<i>Euprymna</i> spp.		8		8				
擬耳烏賊科								
<i>Sepiadarium kochii</i>	寇氏擬耳烏賊		1	1	+			+
槍魷科								
<i>Loliolus beka</i>	火槍魷	30		30	+		84	+
<i>Loliolus</i> SP1		1		1	+		3	
<i>Uroteuthis chinensis</i>	中國槍魷	1		1	+	137	1	+
<i>Uroteuthis duvaucelii</i>	杜氏槍魷	9		9	+	305	30	+
武裝魷科								
<i>Abralia multihamata</i>	多鈎鈎腕魷		1	1	+	518		+
章魚科								
<i>Amphioctopus aegina</i>	砂蛸	30	2	32	+		44	+
<i>Amphioctopus fangsiao</i>	短蛸		1	1	+			+
<i>Amphioctopus marginatus</i>	條紋蛸	1	7	2	+		24	+
<i>Hapalochlaena maculosa</i>	cf. 擬小環豹紋蛸		1	1				+
<i>Abdopus</i> SP1		1		1				
<i>Octopus</i> spp.			2	2	+	12	2	
Number of other species		-	-	-	51	6	6	84
Total species (taxa)		16	9	8	23	71	23	102
Number of individuals		335	30	13	378	-	1427	-

賊、熱帶和亞熱帶種的火槍魷和杜氏槍魷的豐度顯著下降。過去文獻顯示海溫的變化會影響頭足類 (管魷類) 的豐度，例如 (1) 東海 (East China Sea) 的太平洋魷 (*Todarodes pacificus*) 受太平洋十年振盪 (Pacific Decadal Oscillation, PDO) 的影響，在海溫相對較高時魷魚的產卵場範圍會加大，使捕獲量上升 (Liu *et al.* 2021)；(2) 臺灣海峽南部的中國槍魷 (*U. chinensis*) 在臺灣海峽表層海水溫度升高、湧升流面積較小時，單位努力漁獲量會下降 (王凱毅等 2014)。雖然有假說認為海水升溫可能加速頭足類的成長與繁殖，使族群的豐度增加 (Doubleday *et al.* 2016, Pang *et al.* 2022)，但台

江國家公園管魷類的火槍魷和杜氏槍魷的豐度在近年卻顯著下降，可能與臺灣海峽長期過度捕撈，漁業資源下降 (戴泉水等 2004) 有關。由漁業署 2011-2021 年統計年報的結果顯示，2016 年以後不論頭足類、甲殼類或魚類的產量均較之前下降 (圖 8)。頭足類產量在 2015 年以前均在 10 萬公噸以上，然而 2016 年後 (除 2021 年外) 大多低於 10 萬公噸 (圖 8A)。魚類和甲殼類的產量在 2011-2015 年分別約為 120 萬公噸和 4 萬公噸，2016 年後亦跌至約 100 萬公噸和 2 萬 5 千公噸 (圖 8B)。頭足類位於海洋生態的中階層，他們掠食魚類 (Clarke 1996) 和甲殼類 (Piatkowski *et al.* 2001)，因此其族群

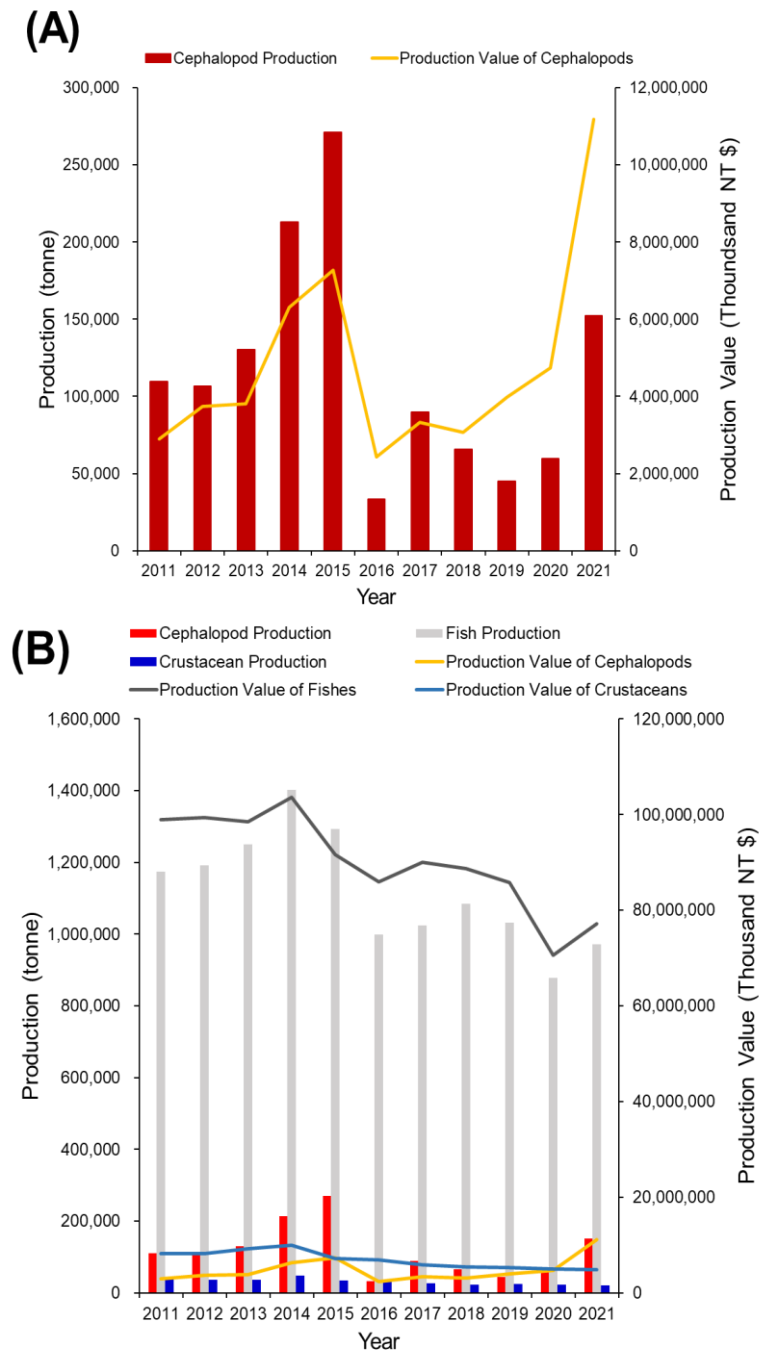


圖 8. 2011-2021 年漁業統計年報之臺灣主要水產漁獲物的總產量與總產值。(A)2011-2021 年間，頭足類於各年總產量與總產值圖。(B)2011-2021 年間，頭足類、甲殼類和魚類於各年之總產量與總產值圖 (整理自農業部漁業署 2011-2021 年漁業統計年報)

變化及豐度與其他營養階層的榮枯均息息相關 (Rodhouse *et al.* 2014)，漁業資源的改變可能會間接改變頭足類的豐度。綜上所述，影響頭足類的豐度變動因素很多，很難以單一因素

歸納，而升溫或漁業資源的變動可能都是改變頭足類豐度的潛在因素之一。

水溫上升使狹低溫性海洋物種往深海移棲 (Cheung *et al.* 2009)，本研究首次發現條紋

蛸 (*Amphioctopus marginatus*)亦有此現象。其在前期 (2007-2010 年)分布於 40 公尺的沿岸 C2 測點 (底層水溫約 28.3°C)，而在後期 (2016-2021 年)轉變在水深 63 公尺的 C3 測點和水深約 100 公尺的澎湖水道捕獲 (底層水溫約 20.3°C)。臺灣海域已記錄不同物種因應海溫升高而遷移的行為，例如長角仿對蝦 (*Parapenaeopsis hardwickii*)受臺灣海峽水溫變暖的影響，從過去 20 年廣布的茄苳沿海 (23°09'N)向北遷徙 0.5°N 至王功沿海 (Chen *et al.* 2021)。國外亦有頭足類因應氣候變遷而遷移的相關研究。例如黃海 (Yellow Sea)的頭足類分布研究顯示，太平洋魷 (*Todarodes pacificus*)、槍魷類 (*Loliolus* spp.)與耳烏賊類 (*Euprymna* spp.)因氣候變遷，在 2000-2017 年有逐漸北移的現象 (Jin *et al.* 2020)；北海 (North Sea)沿岸區域的研究報導，該海域的槍魷科 (*Alloteuthis subulata*、*Loligo forbesii* 和 *Loligo vulgaris*)、真魷科 (*Illex coindetii*)與柔魚科 (*Todaropsis eblanae*)等在近年 (2016-2020 年)受氣候變遷的影響，已由 20 世紀初的零星分布轉變為廣布物種 (Oesterwind *et al.* 2022)。條紋蛸遷移至澎湖水道深水的現象為本研究首次發現，值得後續深入調查研究此趨勢，以作為後續其資源管理和保育之參考。

總括而言，台江國家公園內頭足類的種類組成和豐度的時空變化為環境變遷與溫鹽適應之綜合交互作用產生的結果。海管一不論是海床底質、底水溫鹽和水深均與海管二的澎湖水道有極大的差異，且環境因子又以水深和底水溫度最為不同，使得兩海域頭足類的群聚組成有顯著的空間變化，更反映了園區內頭足類的水深分群現象。時間變化上，物種組成雖沒有明顯的年間變化，但底棲頭足類的豐度卻有改變。前六優勢種中除條紋蛸外均僅分布於海管一，但從這些物種後期 (2016-2021 年)分布的底水溫度多呈上升 (圖 7A)的情況推測，目前淺水域的頭足類仍能夠適應臺灣海峽的升溫。但條紋蛸和火槍魷的溫鹽適應明顯與其他優勢種不同，可間接反映頭足類群聚遷移或豐

度的變化上。雖然本研究數據有限，無法全面解釋國家公園內整個頭足類的生態，然而藉由本研究結果的發現，期望能引發後續學者或各單位對海域內頭足類生態研究的重視，並持續調查與監測，以達到頭足類生物資源永續之目的。

結論

台江國家公園內具有豐富之頭足類資源，佔臺灣近海底拖頭足類的 34%，南海頭足類的 15%，有 6 科 12 屬 24 分類物種。前六優勢種依序為唇瓣烏賊、日本暗耳烏賊、貝瑞士四盤耳烏賊、砂蛸、條紋蛸與火槍魷。園區內的底棲頭足類種類組成有明顯的水深差異；「沿岸群」為 12-76 公尺深的物種，最優勢種為唇瓣烏賊，及「水道群」為 96-173 公尺深的物種，最優勢種為墨氏四盤耳烏賊。前後十年間，日本暗耳烏賊、火槍魷和杜氏槍魷的豐度顯著減少，並發現條紋蛸有往澎湖水道的深水遷移的現象。海管一與海管二兩區海域底質與水文環境的顯著差異為此海域底棲頭足類種類組成分群之主因，反映不同的頭足類各有其環境偏好與棲地選擇，且其種類組成及族群量可能受氣候變遷或漁業壓力等綜合因素而改變其地理分布。

誌謝

本研究承蒙內政部營建署台江國家公園管理處委託研究計畫經費補助 (GRB 編號：PG10 801-0040) 及國科會各項計畫補助 (NSC96-2611-M110-007; NSC96-2611-M022-001; NSC97-2611-M110-011; NSC98-2611-M022-001; NSC99-2611-M110-016; MOST105-2611-M110-007; MOST107-2611-M110-024; MOST108-2621-M-110-003; MOST109-2621-M-110-002; MOST 110-2621-M-110-001; MOST111-2621-M-110-002)，提供各項經費補助與行政上協助。誠摯感謝所有協助調查之實驗室成員與評審委員的建議與指正，令本研究

更臻完善。

引用文獻

- 王凱毅。2009。臺灣東北部陸棚海域劍尖槍鎖管生活史之研究。國立臺灣海洋大學環境生物與漁業科學學系博士論文，49 頁。
- 王凱毅、廖正信、張可揚、李國添。2014。臺灣海峽南部中國槍鎖管豐度與海表溫度異常之關係。水產研究 22(2):25-34。
- 宋普慶、張靜、林龍山、許章程、朱小明。2012。臺灣海峽游泳動物種類組成及其多樣性。生物多樣性 20(1):32-40。
- 徐顥雯。2019。臺灣西南沿海頭足類的種類組成與時空分布。中山大學生物科學研究所碩士論文，27 頁。
- 陳孟仙、孟培傑、洪慶章、翁韶蓮、陳志遠、陳義雄、廖德裕、陳國書、陳煦森。2017。台江國家公園海域生態系生物資源調查與多樣性保育研究(2/4)。台江國家公園管理處委託研究報告，367 頁。
- 陳孟仙、孟培傑、洪慶章、翁韶蓮、陳志遠、陳義雄、廖德裕、陳國書、陳煦森。2018。台江國家公園海域生態系生物資源調查與多樣性保育研究(3/4)。台江國家公園管理處委託研究報告，299 頁。
- 陳孟仙、孟培傑、洪慶章、翁韶蓮、陳志遠、陳義雄、廖德裕、陳國書、陳煦森。2019。台江國家公園海域生態系生物資源調查與多樣性保育研究(4/4)。台江國家公園管理處委託研究報告，220-223 頁。
- 陳孟仙、陳義雄、陳國書、陳煦森。2016。台江國家公園海域生態系生物資源調查與多樣性保育研究(1/4)。台江國家公園管理處委託研究報告，33 頁。
- 陳姿君、陳國書、陳煦森、陳志遠、陳孟仙。2022。台江國家公園海域底棲蟹類的多樣性。國家公園學報 32(2):42-52。
- 陳國書、陳煦森、蘇彥霖、陳志遠、陳孟仙。2020。台江國家公園海域底棲魚類相與環境分析。國家公園學報 30(2):42-59。
- 陳瑞谷、王凱毅、陳威克、莊世昌、張可揚。2019。臺灣北部水域經濟性頭足類物種之分布與環境因子影響。水產研究 27(1):1-12。
- 陳煦森、陳國書、陳志遠、陳孟仙。2021。台江國家公園海域底棲蝦種組成與空間分布。國家公園學報 31(2):1-14。
- 彭彥菱。2019。臺灣周遭海域頭足類群聚結構與兩種槍魷生活史特徵之探討。臺灣大學海洋研究所碩士論文，21 頁。
- 農業部漁業署。2021。漁業統計年報。瀏覽日期: 2023 年 8 月 18 日。取自: 農業部漁業署 網頁: https://www.fa.gov.tw/list.php?theme=FS_AR&subtheme=
- 盧重成。2008。臺灣產頭足類修訂之名錄(摘要)。臺灣物種多樣性 -I.研究現況(邵廣昭、彭鏡毅、吳文哲 主編)。行政院農業委員會林務局，123-131 頁。
- 盧重成、鍾文松。2017。臺灣產頭足類動物圖鑑。國立自然科學博物館，台中。
- 戴泉水、盧振彬、洪明進、肖方森、朱進福。2004。臺灣海峽南部海域游泳生物區系組成和漁業資源現狀。中國水產科學 11(4):360-366。
- Boyle P and P Rodhouse. 2008. *Cephalopods: ecology and fisheries*. John Wiley & Sons, Inc., London.
- Chen HS, KS Chen, CY Chen, CC Hung, PJ Meng and MH Chen. 2021. Spatiotemporal distribution of shrimp assemblages in the western coastal waters off Taiwan at the Tropic of Cancer, Western Pacific Ocean. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 255:107356.
- Cheung WW, VW Lam, JL Sarmiento, K Kearney, R Watson and D Pauly. 2009. Projecting global marine biodiversity impacts under climate change scenarios. *Fish and Fisheries* 10(3):235-251.
- Ching TY, CS Chen and CH Wang. 2017. Spatiotemporal variations in life-history traits and statolith trace elements of *Sepioteuthis lessoniana* populations around northern Taiwan. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 99(1):203-213.
- Clarke MR. 1996. The role of cephalopods in the world's oceans: an introduction. *Philosophical*

- Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* 351(1343):979-983.
- Collins MA, C Yau, L Allcock and MH Thurston. 2001. Distribution of deep-water benthic and benthic-pelagic cephalopods from the north-east Atlantic. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 81(1):105-117.
- Doubleday ZA, TA Prowse, A Arkhipkin, GJ Pierce, J Semmens, M Steer, SC Leporati, S Lourenço, A Quetglas, W Sauer and BM Gillanders. 2016. Global proliferation of cephalopods. *Current Biology* 26(10): R406-R407.
- Jan S and SY Chao. 2003. Seasonal variation of volume transport in the major inflow region of the Taiwan Strait: the Penghu Channel. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography* 50(6-7):1117-1126.
- Jan S, YH Tseng and DE Dietrich. 2010. Sources of water in the Taiwan Strait. *Journal of Oceanography* 66:211-221.
- Jereb P and CFE Roper. 2005. *Cephalopods of the world: an annotated and illustrated catalogue of cephalopod species known to date*. FAO, Rome.
- Jin Y, X Jin, H Gorfine, Q Wu and X Shan. 2020. Modeling the oceanographic impacts on the spatial distribution of common cephalopods during autumn in the Yellow Sea. *Frontiers in Marine Science* 7:432.
- Liu Y, X Xia, Y Tian, ID Alabia, S Ma, P Sun and SI Saitoh. 2021. Influence of spawning ground dynamics on the long-term abundance of Japanese flying squid (*Todarodes pacificus*) winter cohort. *Frontiers in Marine Science* 8:659816.
- Lu CC. 1998. Diversity of Cephalopoda from the waters around Taiwan. *Phuket Marine Biological Center Special Publication* 18(2):331-340.
- Norman MD, J Nabhitabhata and CC Lu. 2016. An updated checklist of the cephalopods of the South China Sea. *Raffles Bulletin of Zoology* 34:566-592.
- Oosterwind D, CJ Barrett, AF Sell, I Núñez-Riboni, M Kloppmann, U Piatkowski, K Wieland and V Laptikhovsky. 2022. Climate change-related changes in cephalopod biodiversity on the North East Atlantic Shelf. *Biodiversity and Conservation* 31:1491-1518.
- Okutani T. 2015. *Cuttlefishes and squids of the world*. National Cooperative Association of Squid Processors, Tokyo.
- Pang Y, Y Tian, P Ju, P Sun, Z Ye, Y Liu, Y Ren and R Wan. 2022. Change in cephalopod species composition in the overexploited coastal China seas with a closer look on Haizhou Bay, Yellow Sea. *Regional Studies in Marine Science* 53:102419.
- Piatkowski U, GJ Pierce and MM Da Cunha. 2001. Impact of cephalopods in the food chain and their interaction with the environment and fisheries: an overview. *Fisheries Research* 52(1-2):5-10.
- R Core Team. 2022. *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. Retrieve from: <https://www.R-project.org/>
- Rodhouse PG, GJ Pierce, OC Nichols, WH Sauer, AI Arkhipkin, VV Laptikhovsky, MR Lipiński, JE Ramos, M Gras, H Kidokoro, K Sadayasu, J Pereira, E Lefkaditou, C Pita, M Gasalla, M Haimovici, M Sakai and N Downey. 2014. Environmental effects on cephalopod population dynamics: implications for management of fisheries. *Advances in Marine Biology* 67:99-233.
- Rosa R, V Pissarra, FO Borges, J Xavier, IG Gleadall, A Golikov, G Bello, L Morais, F Lishchenko, Á Roura, H Judkins, CM Ibáñez, U Piatkowski, M Vecchione and R Villanueva. 2019. Global patterns of species richness in coastal cephalopods. *Frontiers in Marine Science* 6:469.
- Visser F, VJ Merten, T Bayer, MG Oudejans, DSW De Jonge, O Puebla, TBH Reusch, J Fuss and HJT Hoving. 2021. Deep-sea predator niche segregation revealed by combined cetacean biologging and eDNA analysis of cephalopod prey. *Science Advances* 7(14):eabf5908.