

國立臺灣大學理學院海洋研究所



碩士論文

Institute of Oceanography

College of Science

National Taiwan University

Master Thesis

地區與季節的溫度對仔魚期的不同影響：以臺灣珊瑚
礁魚為例

Temperature effects on larval durations vary between
regions and seasons: based on reef fishes in Taiwan

杜宗諺

Zong-Yen Tu

指導教授：王慧瑜 博士

Advisor: Hui-Yu Wang, Ph.D.

中華民國 111 年 10 月

October 2022

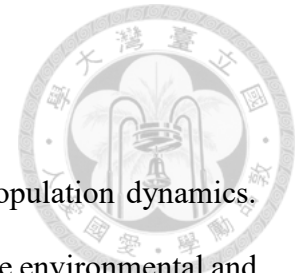
中文摘要



早期生活史特徵的變異對族群的動態有深遠的影響。例如在環境和生物因子的影響下，仔魚期會產生變異，進而影響物種的成長和存活。然而，因為很少有研究比較環境和生物因子對仔魚期的相對影響，目前仍不清楚何者為影響仔魚期變異的重要因子。在這裡，我們進行了台灣北部和南部海岸潮間帶中 6 種小型底棲魚類的採樣並從耳石估計個體仔魚期，探討 1) 溫度對種間和種內的仔魚期影響，並同時考慮台灣南北區域、孵化季節、體型大小的影響；2) 溫度與系統發育對仔魚期的影響。由於研究區域的緯度和季節包含大範圍的溫度梯度 (15.4-30.7°C)，我們認為溫度對種內仔魚期的影響會因為區域和孵化季節而不同：即溫度對種內仔魚期的影響在南部與北部（或暖季與涼季）會有不同的趨勢。在考慮溫度的影響下，體型和親緣關係也會影響仔魚期：即較小的物種會擁有較短的仔魚期，且親緣關係影響物種間仔魚期的相似性。本研究發現溫度對 6 種珊瑚礁魚 (*Abudefduf sordidus*, *Bathygobius fuscus*, *Bathygobius cocosensis*, *Istiblennius edentulous*, *Istiblennius lineatus*, *Praealticus striatus*) 的種內仔魚期影響均一致，但溫度升高的效應在南部或暖季為延長仔魚期（南部斜率為 0.001（暖季為 0.01 天/°C））；而升溫的效應在北部或涼季為縮短仔魚期（北部斜率為 -0.005（涼季為 -0.002 天/°C））。此外，在考慮溫度影響下，體型大小和親緣關係並不能進一步解釋物種間的仔魚期變異。這些結果表明環境與季節的溫度變異對仔魚期有不同影響，特別在暖季時的升溫會導致仔魚期有較大程度的延長，此不同的季節升溫影響是否產生不同的族群動態需要進一步評估。本研究透過了解仔魚期對溫度變化的敏感性，將可提升預測海洋暖化對珊瑚礁魚的影響。

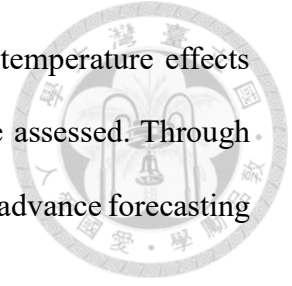
關鍵字：珊瑚礁魚類、入添、仔魚浮游期、溫度變化、系統發育最小二乘法模型

英文摘要



Variation in early life-history traits has profound effects on population dynamics. For example, pelagic larval durations (PLDs), which change under the environmental and biological influences, determine growth and survival of fish. However, as few studies compare the effects of environmental and biological factors on PLDs, it remains unclear the relative effects of these factors on variability of PLDs. Here, we surveyed 6 small benthic fish (*Abudefduf sordidus*, *Bathygobius fuscus*, *Bathygobius cocosensis*, *Istiblennius edentulous*, *Istiblennius lineatus*, *Praealticus striatus*) in the intertidal zone of the northern and southern coasts of Taiwan (ST and NT), estimating PLDs of individual fish based on otoliths. We explored: 1) the effects of temperature on interspecific and intraspecific PLDs, accounting for the effects of regions, hatching seasons, and body size; 2) the effects of temperature and phylogeny on PLDs. Since the latitudes and seasons of our study design encompass a broad range of temperature (15.4-30.7 °C), we hypothesize that the effects of temperature on intraspecific PLDs vary between regions and hatching seasons: that is, the effect of temperature on intraspecific PLDs vary between ST vs. NT (or warm vs. cool season). Body size and phylogeny may also affect PLDs when temperature is considered: i.e., smaller species have shorter PLDs, and that similarity of PLDs may resemble the phylogenetic relationships among species. Our analysis shows a consistent effect of temperature on the intraspecific PLDs of the 6 species. However, the effect of increasing temperature on PLDs was positive in ST (or warm season) (slope of ST was 0.001 (0.01 in the warm season days/°C)) but negative in NT (or cool season) (slope of NT was -0.005 (cool season was -0.002 days/°C)). In addition, body size and phylogeny did not further explain variation of PLDs among species when accounting for temperature. These results indicate that rising temperature in the warm season may lead

to prolonged PLDs for our study fishes. Whether such differential temperature effects lead to different population dynamics between seasons require to be assessed. Through investigating the sensitivity of PLDs to temperature, our research will advance forecasting of the impact of ocean warming on coral reef fish.



Keywords: reef fish, recruitment, pelagic larval duration, temperature, phylogenetic generalized least square

目錄



中文摘要	i
英文摘要	ii
前言	1
魚類早期生活史的重要性	1
溫度變化對仔魚期的影響	1
不同物種仔魚期的變化	2
利用物種親緣關係來量化物種間的差異	2
台灣沿岸的環境和珊瑚礁魚類	3
研究目的與假設	4
材料與方法	5
採樣地點和魚類採集	5
魚種鑑定	5
生物特徵和耳石測量	6
溫度資料	8
統計分析	8
系統發育廣義最小二乘法模型	9
結果	11
潮池魚種孵化季節與溫度變化	11
潮池魚種的仔魚期空間與季節的變化	11
溫度對潮池魚種的仔魚期的影響	12
潮池魚種間仔魚期的變異與沉降體長的關係	12
親緣關係對物種仔魚期的影響	12
討論	14

物種內仔魚期季節和空間的變化	14
溫度在季節與空間的改變下對珊瑚礁魚種內仔魚期的影響	15
沉降體長和親緣關係對珊瑚礁魚種間仔魚期的影響	15
結論	16
參考文獻	17
圖	24
表格	38
附錄	46



前言



魚類早期生活史的重要性

幼生漂浮階段 (pelagic larval duration, 又稱仔魚期) 是海洋魚類早期生活史中的關鍵時期, 整個魚類族群數量變動容易受到早期生活史特徵的影響 (如幼魚死亡率)。魚類的早期生活史階段與幼魚的成長發育和後續入添到族群的成功率有關, 隨後決定了族群豐度增加或減少 (Bergenius et al. 2002)。對於擁有較短幼生漂浮階段的魚類物種, 短時間的漂浮階段使牠們有較低的移動與擴散能力 (Sanvicente-Añorve et al. 2018), 雖然增加了牠們本地保留能力, 但較低的移動能力也使牠們容易受到當地環境改變的影響, 可能造成局部滅絕的現象 (Douglas et al. 2013)。另一方面, 具有較長仔魚期的物種, 在沉降到棲息地前, 會長時間暴露在危險的環境中, 讓牠們容易被掠食者捕食 (Schilling et al. 2020)。此外, 一項研究表明, 浮游性產卵者的仔魚期明顯長於底層產卵者, 這有助於提高物種的擴散能力 (Nakamura et al. 2012)。另外, 過去的研究顯示, 環境因子 (例如溫度、鹽度、棲息地選擇) 和生物因子 (例如繁殖類型) 可影響幼生漂浮時期。然而, 很少有研究試圖評估環境和生物因子的綜合影響。有鑑於海洋魚類在海洋生態系統中的重要作用, 了解其早期生活史特徵的變化和潛在驅動因素是必要的。

溫度變化對仔魚期的影響

由於全球氣候變化影響了海洋生態系統, 溫度通常被推斷為海洋物種早期生活史的重要影響因子 (Pepin 1991; Free et al. 2019)。有許多研究針對溫度如何直接或間接地影響海洋生物的仔魚期變化進行討論, 例如一些沿岸底層魚類的幼生長速度與仔魚期隨溫度呈現非線性反應: 在低於生物的最適溫度時, 溫度上升會導致生長速率上升, 仔魚期降低, 而當溫度超過生物的最適溫度時, 溫度上升會導致生長速率下降、仔魚期增加 (Pankhurst & Munday 2011; McLeod et al. 2015)。其中熱帶以及亞熱帶的珊瑚礁魚類因為較容易暴露在高溫的環境中, 且在珊瑚礁生態系中扮演重要的角色, 因而受到許多關注 (Sponaugle et al. 2006, Barneche et al.

2019, Donelson et al. 2010)。例如：隨著溫度持續的升高，一種底棲蝦虎的仔魚期會減少，並且呈現出由北向南的緯度遞減趨勢 (Carvalho et al. 2016)；隨著溫度升高到 28°C，雀鯛幼體的成長率上升，伴隨著仔魚期下降，且在溫度高的低緯度地區特別容易受到溫度影響，這表明緯度與溫度變化有助於解釋區域間早期生活史特徵的變化 (McLeod et al. 2015)。此外，海洋表層溫度和基礎生產力與仔魚期有關，在缺乏營養鹽的環境下，海洋表層溫度升高導致基礎生產力提升，產生營養鹽供給物種生長，增加的營養鹽使物種的成長速度加快，進而減少仔魚期 (Robitzsch et al. 2016)。這些例子闡明仔魚期可能會因為環境和溫度的變化下，產生不同的敏感性及反應。

不同物種仔魚期的變化

除了環境溫度的影響之外，生物本身的特性也會對仔魚期造成改變。例如：在不同環境溫度變化下，同一種的個體間會表現出不同的仔魚期長度 (Bay et al. 2006, McLeod et al. 2015)。同時，仔魚期也存在物種間的差異，在同一地點共存的不同物種通常表現出不同的仔魚期 (Hall et al. 2019, Raventos et al. 2021)，這可能反映了牠們內在的系統發育或生理特徵的不同，例如：1) 體型大小的差異：沉降時的體型大小與物種在仔魚期長度呈正相關，顯示更大的沉降體型通常有更長的仔魚期 (Wellington & Victor 1989)；2) 產卵季節的改變：金鯛 (*Pagrus auratus*) 在水溫較低的產卵季節產卵時，牠們所產下的個體仔魚期較在水溫高的產卵季節產卵時來得長 (Francis 1994)。由於過去的研究大多針對單一物種，目前仍不清楚溫度與生物因子是否交互影響魚類的仔魚期。加上大多數針對溫度的研究中，他們關注的是單一或是兩個物種的仔魚期變化，而不是考慮整個群集的變化。此外，目前還不清楚仔魚期隨環境的變化是否呈現親緣關係。

利用物種親緣關係來量化物種間的差異

系統發育能提供一個物種的演化史或群體間親緣關係的資訊，且被視為生物特徵變異的主要因子。Gregory (1913) and Osborn (1917) 將物種生物特徵的變異歸咎於兩種原因，一種是物種的遺傳，另一種是物種的習慣 (即本身的適應能力)。事

實上，許多物種的生活史特徵和生態策略確實是受到系統發育結構影響的 (Webb et al. 2002)，例如若遺傳自共同的祖先和沒有進化的前提下，親緣關係較接近的魚類物種會有較相似的生物特徵 (體長、仔魚期、生殖方式等, O'Sullivan et al. 2019)。然而，這些性狀也同時受到其他生態環境的變異所影響，此時，系統發育訊息可用於分辨這些特徵的改變是受到親緣關係的遺傳抑或是後天進化策略的影響。

台灣沿岸的環境和珊瑚礁魚類

台灣南北海域的溫度變化不同，且根據中央氣象局所提供的月均溫數據 (www.cwb.gov.tw)，南部一年四季處於高溫的環境，季節的溫度變化相較於北部來得小 (Chiang et al. 2021)。此外，台灣南北海域擁有不同類型的沿岸地形，北部海岸多為礫石灘 (Huang et al. 2020)，而南部海岸則主要是珊瑚礁或是由珊瑚與貝殼碎片堆積而成的沙灘。潮池是常見的海岸環境，可以提供給幼魚合適的棲息環境給珊瑚礁魚類 (White et al. 2015)，加上潮池的溫度變化大，因此有利於研究溫度對於珊瑚礁魚早期生活史的影響 (Dias et al. 2016)。許多常見的珊瑚礁魚仍然分布於台灣南北沿岸的潮池中，其中又由蝦虎、雀鯛和鰾科佔大多數 (Wen et al. 2018)。這些珊瑚礁魚都是一些中等捕食者的主要食物來源 (Mihalitsis et al, 2021)，在整個珊瑚礁食物鏈扮演重要的功能性角色；皆為底層產卵者且牠們的仔魚期長度相近 (例如：鰾科 Blenniidae: 15-30 天；蝦虎 Gobiidae: 20-41 天；雀鯛 Pomacentridae: 10-40 天；Luiz et al. 2013)。其中大部分雀鯛的特性是分布於亞熱帶的海域，對高溫的環境接受度較高 (Okada et al. 2015)。本研究包括 2 種雀鯛: *Abudefduf sordidus* (分布範圍為 27°N-37°S)，*Abudefduf vaigiensis* (分布範圍為 36°N-39°S)，其皆分布於亞熱帶的海域 (Okada et al. 2015)；另外，本研究包括 2 種蝦虎: *Bathygobius fuscus* (分布範圍為 30°N-30°S)，*Bathygobius cocosensis* (分布範圍為 32°N-28°S)，其中 *B. fuscus* 分布於溫帶環境，適合溫度較低的環境，而 *B. cocosensis* 則分布海水溫度較高的亞熱帶海域 (Murase et al. 2013)。最後，4 種鰾科魚類包括: *Istiblennius edentulous*、*Istiblennius dussumieri*、*Istiblennius lineatus* 和 *Praealticus striatus* (分布範圍為 32°N-32°S)，以上四種鰾科皆為熱帶物種，喜好溫度較高的環境，常分布於亞熱帶的海域 (Okada et al. 2015)。根據這些珊瑚礁魚不同的分布範圍，以及分

布環境的溫度差異，牠們的仔魚期對於溫度的反應可能不同。利用臺灣南、北沿岸溫度的變化，我們希望評估當溫度升高時，這些珊瑚礁魚仔魚期在物種間和物種內的變化。



研究目的與假設

我們設計了一個包含台灣南北沿岸的實地調查，以八種在潮池中常見的珊瑚礁魚類來比較物種間、物種內，因為體型大小、孵化時間和親緣關係的不同所造成的仔魚期差異，並評估溫度對仔魚期的影響。我們的研究目的是利用混合線性模型 (Linear mixed-effects model) 定量溫度對物種仔魚期的影響，同時利用系統發育廣義最小二乘法模型 (phylogenetic generalized least square model) 考慮溫度對仔魚期變異中系統發育的影響。由於南部的溫度比北部高且缺乏季節性變化，我們假設南部沿岸珊瑚礁魚的種內仔魚期與溫度相關的變化比北部的變化較低和較弱。同時，孵化時間、體型大小和系統發育關係可能會影響仔魚期：即在較暖季節孵化和較小的體型會具有較短的仔魚期，並且系統發育關係決定了物種間仔魚期的相似性。

材料與方法



採樣地點和魚類採集

為了評估台灣區域之間溫度變化對仔魚期的影響，我們在台灣北部 (NT) 和台灣南部 (ST) 進行研究。在這兩個地區的潮間帶，我們分別選擇了 2-3 個採樣點：其中北部包括野柳 (YL: 25°12'1" N, 121°41'32" E)、八斗子 (BDZ: 25°8'42" N, 121°47'16" E) 和澳底 (AD: 25°3'29" N, 121°55'42" E)；南部則包含九鵬 (JP: 22°14'2.3" N, 120°89'42" E) 和海口 (HK: 22°9'97" N, 120°71'73" E) (圖 1)。這些採樣地點與國家海洋科學技術博物館 (NMMST) 的研究人員進行的長期潮間帶研究調查地點相同 (Ho et al. 2020)。對於所有採樣點，我們分別在 2015 年至 2017 年春、夏、秋季進行潮間帶調查，然後在 2018 年至 2021 年的四個季節進行潮間帶調查。每次採樣時，我們會根據中央氣象局提供的潮汐預報，在當天最低潮的時間 ±1 小時內，尋找 2-5 個中等大小的潮池 (表面積 6.7-33.9 m²、深度 20-40 公分，Jhan 2021, master's thesis, Institute of Oceanography, National Taiwan University)。接著使用丁香油與乙醇以 1:3 的比例配置而成的溶液和手網收集潮池中的魚 (採樣方法也遵循 NMMST 的調查; Ho et al. 2020)。丁香油是一種對魚類無害 (Griffiths 2000)，並且對周圍環境破壞小的麻醉劑 (Wen et al, 2005)。最後，我們將麻醉後的魚放入冰桶，運送回實驗室，儲存於 -20 °C 冰箱以保持珊瑚礁魚的外觀。

魚種鑑定

我們利用日本魚類產檢索 (Nakabo 2013)、台灣魚類數據庫 (<https://fishdb.sinica.edu.tw>)、Fishbase (<https://www.fishbase.se/search.php>) 和一些其他研究提供的檢索表以及形態特徵辨別珊瑚礁魚。在我們的採樣地點常見的魚種包含 3 個科：雀鯛科 (Pomacentridae)、蝦虎科 (Gobiidae) 和鰻科 (Blenniidae) 共 8 個種。這些魚種的特徵分別是：1) 雀鯛的體型最大，超過另外兩個科。*Abudefduf sordidus* 的特徵是身體呈黃綠色，胸鰭基部有一個明顯的黑色斑點 (Gopi & Palot 2003)。*Abudefduf vaigiensis* 的特徵是在身體兩側具有五個寬的藍黑色條紋



(Allen 1991)。2) 蝦虎科的體型最小 (通常小於 50 mm)，大多數蝦虎的腹鰭會連接成一個類似吸盤的圓盤構造 (Thacker et al. 2011)。 *Bathygobius fuscus* 的特徵是身體上有不規則的深棕色和淡藍色的斑點 (Allen et al. 2012)。 *Bathygobius cocosensis* 的特徵是身體背部有五個交替的不規則白色和棕色斑點 (Allen et al. 2012)。3) 鰯科為底棲物種，其體型延長且大多數體長 < 100 mm (Hundt et al. 2019)。其中 *Istiblennius dussumieri* 的特徵是頭部和身體呈深灰色，帶有綠色或紫色的小斑點 (Kim et al. 2007)。 *Istiblennius edentulous* 的特徵是身體的斑紋由成對的深色帶組成 (Nagatomo et al. 2001)。 *Istiblennius lineatus* 的特徵是身體上有暗淡和綠色的線條 (Mehraban & Esmaeili 2001)。與上述 3 個鰯相比， *Praealticus striatus* 相對較小，其特點是臉頰、鼻子和嘴唇上有許多深色垂直斑紋 (Allen et al. 2012)。魚種鑑定後，我們會將所有魚樣品保存在含有 95% 乙醇的瓶子中。由於魚體會在浸泡的前 15 天中，會脫水而收縮 (Fowler & Smith 1983)，因此所有的樣本會浸泡 ≥ 2 週以達到相同的收縮情況，再進行後續的解剖實驗。

根據採樣數據，以上物種在台灣沿海潮間帶佔有很高的比例，且 NT 發現了全部的目標物種，但是在 ST， *I. dussumieri* 和 *A. vaigiensis* 並沒有樣本。因此在進行耳石實驗以及模型分析時，我們只使用另外 6 種同時在 NT 和 ST 都有樣本的物種。

生物特徵和耳石測量

由於 NT 和 ST 的鰯科 (N = 1966) 和蝦虎科 (N = 2237) 的樣本數量較多，我們在每個季節對兩個區域進行抽樣並隨機選擇 2-3 個潮池。NT 的鰯科總共使用 *I. edentulous* (N = 150)、 *I. lineatus* (N = 27)、 *P. striatus* (N = 30) 個樣本；ST： *I. edentulous* (N = 127)、 *I. lineatus* (N = 60)、 *P. striatus* (N = 81) 個樣本 (表 1)。至於 NT 的蝦虎科總共使用 *B. fuscus* (N = 200)、 *B. cocosensis* (N = 77) 個樣本；ST：使用 *B. fuscus* (N = 58)、 *B. cocosensis* (N = 189) 個樣本 (表 1)。此外，由於 *A. sordidus* (N: NT = 68, ST = 94) 的樣本量較少，我們使用了全部可用的樣本 (表 1)。

為了獲得實驗以及分析所需的生物特徵，我們進行兩個解剖實驗，包括生物特徵測量和耳石分析。我們測量了魚的總長度 (身體最前端與最後端間直線而非彎

曲部分的最大長度)和濕重,分別精確到 1 mm 以及 0.01 mg。我們使用解剖顯微鏡 (7-16x) 在魚內耳的耳囊鞘內收集一對矢狀耳石。收集的兩個耳石都置於載玻片上,並用加拿大膠 (Canada balsam) 加熱覆蓋,以固定耳石。因為魚的兩個耳石是對稱且輪數相同 (Campana & Stevenson 1992, Vigliola & Meekan 2009),我們選擇較清晰的耳石通過研磨機研磨並用氧化鋁溶液拋光以去除耳石表面的雜質和灰塵,使核心及輪更清晰。完成耳石製備後,我們會使用複合式光學顯微鏡 (20-400x) 和軟體 *Micrometrics SE Premium* 去計算魚的日齡以及仔魚期。每隻魚被捕獲時的年齡是由計算耳石孵化輪到外緣的總日輪數來決定 (Shafer 1998)(表 1)。日輪的寬度從孵化輪向外突然大幅改變時 (圖 3),我們將輪的寬度改變時所在的輪視為沉降輪 (Wilson & McCormick 1999)。例如鰱科的日輪會從窄變寬,而突然變寬的輪就稱為沉降輪 (圖 3)。仔魚期是藉由計算出生輪 (耳石的第一個輪, Campana & Stevenson 1992) 到沉降輪的輪數來決定。每隻魚的耳石樣本會由一位讀輪者單獨測定,已得到耳石被捕獲時的年齡和仔魚期;有些耳石則以同個讀輪者以超過一週的間隔或兩位讀輪者獨立測定,再利用兩筆資料的平均來測量耳石的數據。根據魚的年齡和仔魚期,我們可以推算每隻魚的孵化日期以及沉降日期,以確認每隻魚所對應到孵化時的季節。為了確保目標物種在整年都有孵化的現象,以合理的比較不同孵化季節對物種仔魚期的影響,

我們以每個物種沉降時的體長平均值 (mm) 估計物種體型大小。沉降的體長是利用內插法,以耳石的大小以及魚的長度來回推 (Vigliola and Meekan 2009),這個方法假設耳石的成長與魚體長度的成長呈線性關係。在光學顯微鏡下 (200-400x) 我們測量了捕獲時 (R_{cp} ; 從核心沿著最長軸到邊緣的長度)、沉降時 (R_s ; 從核心沿著最長軸到沉降輪的長度) 和孵化時 (R_0 ; 從核心到第一輪長度) 的耳石長度,以及由前述實驗所測量的捕獲時的魚體長 (L_{cp} , 表 1) 和孵化時的體長 (L_0 , *A. sordidus*: 2.98mm, *B. fuscus*: 2.30 mm, *B. cocosensis*: 2.30 mm, *I. edentulous*: 3.6 mm, *I. lineatus*: 3.3 mm, *P. striatus*: 2.7 mm; Dotu 1955, Lobel 2005, Mito 1954, Patzner 2009), 帶入以下公式可以計畫出沉降時的體長 (L_s ; Vigliola and Meekan 2009):

$$L_s = L_{cp} + \frac{(L_{cp} - L_0)(R_s - R_{cp})}{R_{cp} - R_0}$$

R_{cp} , R_s 和 R_0 是用軟體 *Micrometrics SE Premium* 沿著耳石的最長軸量測 (圖 2)。



溫度資料

因為我們的目標物種都是在潮間帶的裂縫中產卵且都屬於底層卵，以保護牠們的幼體不會移動到外海 (Marliave 1986)，加上鰯科和雀鯛科的幼體滯留率高 (Brogan 1994, Brandl et al. 2019)，因此我們在一些採樣點（北台灣的野柳和南台灣的海口和九鵬，圖 1）的潮池中尋找合適的縫隙安裝溫度記錄儀（HOBO MX2201, Onset Computer Corporation）來測量採樣地點環境的溫度。我們將記錄器設置以每小時為單位來記錄溫度數據，以記錄溫度變化。全部南北的採樣點，我們會利用中央氣象局測站所提供的海水表面溫度 (www.cwb.gov.tw)，以線性回歸來解釋測站的海水表面溫度與設置在野柳的溫度記錄儀紀錄出來的溫度資料的關係（圖 4），以測站的海水表面溫度，利用線性回歸得出的相關性，去校正未放置溫度記錄儀的地點以及雖有設置溫度記錄儀但未記錄溫度的時間。八斗子和野柳的溫度資料是利用基隆港測站（與採樣地點分別距離 4.32、7.89 公里）的海水表面溫度，澳底則是利用龍洞港測站（與採樣地點距離 5.02 公里）的海水表面溫度（圖 1），海口和九鵬都是使用後壁湖測站（與海口距離 18.01 公里；與九鵬距離 26.49 公里）的資料。我們發現測站溫度資料與溫度記錄儀的溫度資料皆呈現正相關（附錄 1）。

我們將溫度資料與耳石分析估計的孵化和沉降日期對齊，以計算個體仔魚期期間的溫度。個體的孵化日期是透過其捕獲日期減去其捕獲的年齡來計算，而沉降日期是透過其孵化日期加上其仔魚期來計算。接著我們計算了從孵化日期到沉降日期期間的平均溫度，代表魚類幼體階段所經歷的溫度。

統計分析

為了評估不同地區物種的種間和種內仔魚期在溫度改變下的變異，我們進行了線性混合模型的分析。我們將仔魚期（轉為對數尺度）作為反應變量，並將仔魚期期間的溫度作為模型的固定效應，因為每個物種面對到的溫度範圍不同，我們將每個個體的溫度減去所屬物種的平均溫度，每個物種得以平均都為 0 的溫度範圍下比較。我們以物種、個體出生季節和台灣南北地點作為隨機效應，試圖了解這

些因素對魚種間和種內仔魚期變異的影響。針對我們所建立的模型，我們利用 Akaike Information Criterion, AIC (Akaike, 1998) 來選擇最佳的模型，此方法利用基於簡約性（即最低 AIC）尋找可以最好地解釋數據但包含最少自由參數的模型。另外，我們計算了隨機效應的顯著性以及模型的顯著性，模型顯著性是應用 Satterthwaite 的方法來估計模型自由度並得出線性混合模型的 p 值。最後，邊際決定係數 (marginal r^2) 和條件決定係數 (conditional r^2) 可以得到固定和隨機效應的解釋能力。本實驗還探討物種沉降體長與仔魚期的關係，我們將每個物種仔魚期分成不同季節和地區並平均，接著利用簡單線性回歸檢查兩者之間的關係。R 安裝包 “lme4” (Bates et al. 2015) 可建立模型；安裝包 “lmerTest” (Kuznetsova et al. 2017) 計算顯著性；安裝包 “MuMIn” 中的 `r.squaredGLMM` (Barton et al. 2013) 去計算決定係數。

系統發育廣義最小二乘法模型

我們使用系統發育廣義最小二乘法模型控制物種間的演化相關性以了解演化歷史如何影響魚類的生物特徵。這個模型透過擬合線性回歸研究一個或多個的自變量對於反應變量的影響，同時利用物種之間的親緣關係（即物種的非獨立性）控制模型的殘差去討論珊瑚礁魚的仔魚期變異在溫度變化的影響下，是否會因為物種間的相似性（親緣關係近）而有相似的變化。由於我們的物種數較少，我們在探討自變量（溫度）對應變量（每個物種仔魚期）的影響時，使用系統發育廣義最小二乘回歸控制物種的差異。對於我們的系統發育廣義最小二乘法模型，我們透過模型 $Y_i = \beta_1 * temperature_i + \varepsilon_i$ 來評估仔魚期與溫度之間的關係，其中 Y_i 代表不同個體的仔魚期， $temperature_i$ 對應於每個個體仔魚期的平均溫度。誤差項 ε_i 為 $\varepsilon \sim N(0, V_{\sigma^2})$ ，其中 V_{σ^2} 代表物種之間系統發育歷史所估計的變異數-共變異數矩陣， σ^2 是標準偏差 (Pennell, 2014)。接著，為了取得物種之間的親緣關係，我們建構六種目標物種的系統發育樹，並計算了物種的分支長度，即兩個節點之間的演化時間，此分支長度可以轉換為變異數-共變異數矩陣。最後，我們使用系統發育信號 Blomberg’K 來探討物種仔魚期之間的演化相關性。當 Blomberg’K 的值接近 1 時，代表物種的仔魚期變異具有系統發育相關性，即親緣關係相近的物種，在面對環境

變化時，仔魚期的變異越相似；反之當 Blomberg'K 的值 < 0 ，即使親緣關係接近，仔魚期的變異並不一致（Münkemüller et al. 2012）。我們使用 R 安裝包“nlme”（Pinheiro et al. 2017）中的 gls 函數來建立系統發育廣義最小二乘法模型；使用 R 安裝包“fishtree”（Chang et al. 2019）建立物種系統發育樹；使用 R 安裝包“phytools”（Revell et al. 2012）計算系統發育信號 Blomberg'K。以上所有分析均在 R 4.0.3. 中進行。

結果



潮池魚種孵化季節與溫度變化

本研究發現，6種目標物種在每個月份均有孵化(圖 4)，其中除了 *B. fuscus* 在 4-5 月(N=118，佔 *B. fuscus* 總樣本數的 50%)、*B. cocosensis* 在 4-5 月以及 10-12 月(N=195，佔 *B. cocosensis* 總樣本數的 73%) 有孵化的高峰期，其餘的物種 *A. sordidus*、*I. edentulous*、*I. lineatus* 和 *P. striatus* 皆平均孵化於各個月份，因此這些物種皆可用於比較在不同孵化季節時的仔魚期變化。基於我們的溫度資料，若是將孵化季節分成四季，物種特定季節的樣本數會不夠 (*A. sordidus* 在春天只有 10 隻；*P. striatus* 在春天只有 4 隻，因此，為了進一步區分個體孵化的季節，我們根據溫度的高低變化分成暖季 (5 月到 10 月，野柳最小至最大日均溫 22.5-28.4°C；澳底 22.8-29.5°C；海口 25.6-30.7°C；九鵬 25.7-30.6°C，圖 5a) 以及涼季 (11 月到 4 月，野柳 15.4-23.9°C；澳底 16.9-23.6°C；海口 20.6-27.9°C；九鵬 21.6-27.6°C，圖 5a)。我們將暖季與涼季的溫度資料轉換為機率密度函數，發現暖季的溫度比涼季容易出現較高的溫度 (圖 5b)，暖季的平均溫度比涼季平均溫度高：野柳 7.7°C、澳底 7.32°C、海口 5.45°C、九鵬 4.88°C。

潮池魚種的仔魚期空間與季節的變化

各物種的仔魚期長度在台灣南北以及不同孵化季節之間具有變異 (圖 6, 表 4)，一般而言，*A. sordidus* 和 *B. cocosensis* 的仔魚期在台灣北部的不同季節中皆有顯著差異，仔魚期在涼季較長，南部則沒有差異，且長度皆與北部的涼季相似。雖同為蝦虎但仔魚期變異與 *B. cocosensis* 不同的是，*B. fuscus* 在北部涼季、北部暖季、南部涼季和南部暖季的仔魚期皆有明顯差異。其中 *B. fuscus* 在北部暖季的仔魚期最短，南部暖季則最長。兩個地點 *A. sordidus* 在涼季的仔魚期皆大於暖季；*B. fuscus* 在北部涼季的仔魚期大於暖季，南部則是暖季較長，3 種鰍科 *I. edentulous*、*I. lineatus*、*P. striatus* 中，只有 *I. lineatus* 的仔魚期變異較大，另外 2 物種的仔魚期雖然範圍大於 *I. lineatus*，但南北以及不同孵化季節之間的仔魚期變異小。*I. edentulous* 和 *P.*

striatus 在南部暖季皆有較長仔魚期，其餘 3 個類群皆相似。*I. lineatus* 則是在北部暖季有較長仔魚期。綜觀以上結果，本研究發現 6 個珊瑚礁魚物種的仔魚期會根據物種的時間（孵化季節）以及空間（生長的環境）分布不同而造成差異，且各物種內的差異並不相同。

溫度對潮池魚種的仔魚期的影響

最佳的模型包含溫度為固定效應（斜率為 $0.0037 \text{ 天}/^{\circ}\text{C}$ ， $p \text{ value} = 0.682$ ，表 2），物種、孵化季節和區域為隨機效應（ p 皆 < 0.0001 ）。根據這個模型，溫度固定效應對於潮池魚種的仔魚期線性變化是不顯著的（ $p \text{ value}$ 和 $\text{Marginal } R^2$ ，表 3）。然而溫度的影響會隨不同孵化季節和區域而不同，同一物種在涼季出生的個體其仔魚期會因為溫度升高而縮短（斜率為 $-0.0024 \text{ 天}/^{\circ}\text{C}$ ），但在熱季出生的個體則會因為溫度升高而延長他們的仔魚期（斜率為 $0.0099 \text{ 天}/^{\circ}\text{C}$ ）。而同一物種在同一季節中，在北部的個體仔魚期會隨著溫度升高而縮短（斜率為 $-0.0048 \text{ 天}/^{\circ}\text{C}$ ），反之，在南部的個體會隨著溫度升高延長他們的仔魚期（斜率為 $0.0012 \text{ 天}/^{\circ}\text{C}$ ）（圖 7a、圖 7b）。並且各魚種之間仔魚期在孵化季節與區域的影響下有明顯差異。根據模型所得出，在溫度的影響下，*I. lineatus* 在不同孵化季節或南北，皆在 6 個物種中擁有最長的仔魚期，反之，*B. fuscus* 則是有最短的仔魚期（圖 7、附錄 2、附錄 3）。

潮池魚種間仔魚期的變異與沉降體長的關係

我們發現不同科之間的沉降體長有明顯的差異，*B. cocosensis* 和 *B. fuscus* 有最小的沉降體長（*B. cocosensis* 沉降體長中位數：8.6 mm，*B. fuscus*：8.14 mm，圖 8），*A. sordidus* 最大（19.1 mm）。另外，鰯的沉降體長介於雀鯛以及蝦虎之間，但是範圍最大（*I. edentulous*：4.4-33.0 mm、*I. lineatus*：7.2-29.9 mm 和 *P. striatus*：4.2-30.6 mm）。當本研究比較不同物種平均沉降體長與仔魚期的關聯性，並考慮不同孵化季節和地點的差異後，發現沉降時的體長並不會影響仔魚期的長短（ $p \text{ value} = 0.08$ ； $F\text{-test} = 3.38$ ； $df = 22$ ； $R^2 = 0.09$ ，圖 9）。

親緣關係對物種仔魚期的影響

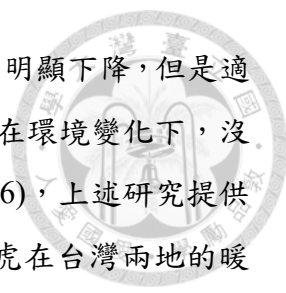
我們另外評估在考慮物種親緣關係下，溫度對物種仔魚期的影響。在系統發育廣義最小二乘法模型中，物種仔魚期變異與溫度變化的關聯性低 (p value = 0.285 ; log-likelihood = 535.31 ; AIC = -1062.62 , 圖 10) , 此外 , 藉由系統發育信號 Blomberg'K 可以分析物種仔魚期的相似性 , 發現 Blomberg'K 的值等於 0.42 , 顯示物種的仔魚期在升溫時的反應沒有差異。

討論

魚類的仔魚期會影響入添的成功率(Caley et al. 1996)，儘管許多研究已經針對仔魚期在不同環境或物種本身的差異進行討論，且對於仔魚期在時間或空間上的變異也是過去一些研究的重點 (Victor & Wellington 2000；Thia et al. 2018)，但對於整體因素對仔魚期的效應仍然缺少。因此，本研究不僅考慮了溫度、空間（地點差異）、時間（仔魚孵化季節）的影響之外，物種本身差異（沉降長度）和親緣關係的影響更好地讓我們了解魚類早期生活史的變異。本研究的結果發現：1) 台灣 6 種珊瑚礁魚各物種間仔魚期表現出不同長短，並且 2) 物種間的仔魚期變異來自其在不同孵化季節以及南北時，對溫度變化具有不同的反應。此外，3) 物種之間的遺傳以及物種的沉降體型長度並不能解釋物種間的仔魚期變異。透過這些結果，能讓我們更好的去理解珊瑚礁魚在暖化下的仔魚期改變。

物種內仔魚期季節和空間的變化

研究結果顯示，在台灣的珊瑚礁魚種內的仔魚期在不同的棲息地和孵化季節有明顯的變化，加上物種內的仔魚期範圍大，這些結果表明珊瑚礁魚的仔魚階段具有可塑性 (Bay et al. 2006)。其中兩種蝦虎的仔魚期範圍較雀鯛大，符合過去研究所提出，蝦虎的仔魚期比雀鯛更容易受到時間和空間分布的不同而造成改變 (Cowen & Sponaugle, 1997；Thresher et al. 1989；Victor & Wellington, 1989)，Sponaugle & Cowen 在 1994 年針對兩種蝦虎 *Coryphopterus glaucofraenum* 和 *Gnatholepis thompson* 進行幼體的成長研究，發現這兩種蝦虎常出現於沿岸的珊瑚礁海岸，同為底層產卵者且體長相近，但根據沉降的日期發現 *G. thompson* 的仔魚期為 *C. glaucofraenum* 的兩倍 (60 天和 27 天)，他們將此結果歸因於蝦虎在孵化時所面對的月象變化；Bay et al. (2006)，利用澳洲大堡礁周圍不同緯度的三個採樣點，發現雀鯛種內的仔魚期範圍明顯比蝦虎來得小 (5.5 天和 15 天)，雖然與本研究中的仔魚期範圍差距很大 (雀鯛: 18.0-33.0 天，蝦虎 9.0-34.0 天)，但可以確定的是，蝦虎的種內變異較容易受到時間和空間變異的影響。除了時間和空間的影響外，物種本身的對於溫度的適應能力也可能是造成這 6 種珊瑚礁魚仔魚期變異的原因之一，過去一個對於四種淡水魚的研究指出，*Coregonus albula* 和 *Coregonus fontanae*




為適合生長於較冷環境的魚種，牠們的代謝速率在較暖環境會有明顯下降，但是適合在熱的環境的兩種物種 *Abramis brama* 和 *Rutilus rutilus* 則是在環境變化下，沒有明顯差異。基於代謝速率與仔魚期的影響 (Robitzch et al. 2016)，上述研究提供潛在機制去解釋本研究中的物種仔魚期變異。偏好較低溫的蝦虎在台灣兩地的暖季時，仔魚期具有變異，相對在涼季並沒有差異，此趨勢與過去研究符合。偏好較溫暖水溫的鰯科仔魚期在不同地點和孵化季節變異小，也符合過去研究。

溫度在季節與空間的改變下對珊瑚礁魚種內仔魚期的影響

本研究發現物種間的仔魚期在不同孵化季節以及台灣南北時，面對溫度升高的情況下，會有不同的反應。物種內仔魚期在涼季孵化以及北部時，會隨著溫度升高而變短，支持過去大多數研究表明仔魚期隨著溫度升高而減少，溫度上升使物種的代謝率增加，可以更快得達到牠們的沉降體長，進而減少所需的仔魚期時間 (McLeod et al. 2015)；在暖季孵化和南部則會隨著溫度升高而變長，反映出物種仔魚期對溫度變化的不同敏感性，Angilletta (2006) 指出物種仔魚期會隨著溫度升高而減少，直到溫度等於牠們的最適溫度，而當超過這個最適溫度時，仔魚期則會隨著溫度增加，因此在台灣的珊瑚礁魚，在面對高溫且溫度持續上升的環境時，可能已經超過牠們的最適溫度，導致成長減慢、仔魚期增加。但溫度是否已經超過物種的最適溫度仍需要更進一步的研究。

仔魚期對溫度在季節和空間的不同敏感度的研究結果可能反映出珊瑚礁魚種內的仔魚期在溫度變異下，有高度的可塑性 (Spies & Steele 2016)，由於仔魚期與魚類的擴散能力有關，仔魚期的高度可塑性可以提升物種的擴散能力以及入添的成功率 (O'Connor et al. 2007)。除了溫度的影響外，其他潛在的因素也可能影響物種內仔魚期的變異，例如食物的多寡、被捕食的壓力 (Lucas 1982, Gleiber et al. 2020)，研究顯示物種在食物充足的地區以及面對捕食的壓力時，會傾向選擇較大的成長率使仔魚期縮短，因此若是能取得珊瑚礁魚物種的食性、食物多寡、捕食風險等資料能夠更好地去解釋物種仔魚期在不同環境壓力下的影響。

沉降體長和親緣關係對珊瑚礁魚種間仔魚期的影響



研究結果顯示這兩個因素對仔魚期的影響皆不顯著，代表在溫度的影響下，這6種珊瑚礁魚的仔魚期不會由物種的沉降體長大小來決定，且即使親緣關係較接近之物種，仔魚期的變異不會因為親緣關係相近，而在溫度升高的影響下，有相似的變化。一篇研究指出在溫度升高的情況下，物種仔魚期會下降，因為高溫使物種越快成長到沉降所需的大小，進而導致仔魚期縮短 (Raventos et al. 2020)，此結果說明仔魚期更容易受到成長速率的影響，而非物種本身的沉降長度，與本研究的結果符合，但缺少的是，過去研究為溫帶地區的魚種，是否能應用在台灣所處的亞熱帶地區仍需進一步的討論。物種個體仔魚期高度的可塑性導致即使是親緣關係接近的物種，在遇到不同的環境（孵化時間、地點）時，也會表現出不同的溫度敏感性。物種生物特徵的變異會因為物種的遺傳和物種的適應能力所影響 (Gregory 1913)，在本研究中，物種對於溫度的適應能力超過了物種之間的系統發育關係。

結論

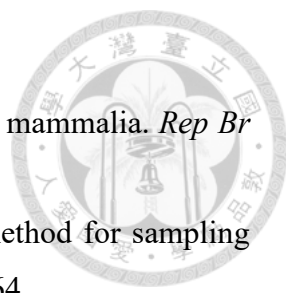
物種的仔魚期影響著族群的入添，對整個珊瑚礁魚生態系的組成造成影響。本研究的模型為溫度如何影響物種仔魚期提供了新的發現，台灣的珊瑚礁魚物種內的仔魚期在南北和孵化季節具有差異，然而種間的仔魚期差異並不能用沉降體長和親緣關係來解釋，與本研究的假設部分符合，針對南北的差異，南部魚種的仔魚期變化並沒有比北部小，顯示雖然台灣南北的緯度差異不大，仍然存在仔魚期的差異。珊瑚礁魚對生態系的影響深遠，加上全球暖化的加劇，溫度的變化如何影響物種的生物特徵以及了解物種對於溫度變化的敏感性顯得十分重要。基於本研究以及我們對於物種早期生活史的了解，可以作為評估海洋魚類入添動態在空間和時間變化的有效工具。

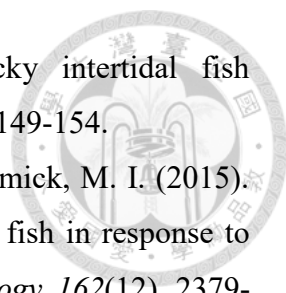
。


參考文獻



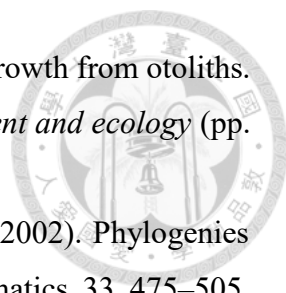
- Akaike, H. (1998). Information theory and an extension of the maximum likelihood principle. In *Selected papers of hirotugu akaike* (pp. 199-213). Springer, New York, NY.
- Allen, G. R. (1991). Damselfishes of the world.
- Allen, G. R., Erdmann, M. V., Randall, J. E., Ching, P., Rauzon, M. J., Hayashi, L. A., ... & Coste, M. (2013). Reef fishes of the East Indies. *Philosophy East and West*, 63(2).
- Angilletta Jr, M. J. (2006). Estimating and comparing thermal performance curves. *Journal of Thermal Biology*, 31(7), 541-545.
- Barneche, D. R., Rezende, E. L., Parravicini, V., Maire, E., Edgar, G. J., R, D. S., . . . Floeter, S. R. (2019). Body size, reef area and temperature predict global reef-fish species richness across spatial scales. *Global Ecology and Biogeography*, 28(3), 315-327.
- Barton, K., & Barton, M. K. (2015). Package 'mumin'. *Version*, 1(18), 439.
- Bates, D., Maechler, M., Bolker, B., Walker, S., Christensen, R. H., Singmann, H., & Dai, B. (2015). lme4: Linear mixed-effects models using Eigen and S4. R package version 1.1–7. 2014.
- Bay, L. K., Buechler, K., Gagliano, M., & Caley, M. J. (2006). Intraspecific variation in the pelagic larval duration of tropical reef fishes. *Journal of Fish Biology*, 68(4), 1206-1214.
- Bergenius, M. A., Meekan Mark, G., Robertson, R. D., & McCormick, M. I. (2002). Larval growth predicts the recruitment success of a coral reef fish. *Oecologia*, 131(4), 521-525.
- Brandl, S. J., Tornabene, L., Goatley, C. H., Casey, J. M., Morais, R. A., Côté, I. M., ... & Bellwood, D. R. (2019). Demographic dynamics of the smallest marine vertebrates fuel coral reef ecosystem functioning. *Science*, 364(6446), 1189-1192.
- Brogan, M. W. (1994). Distribution and retention of larval fishes near reefs in the Gulf of California. *MARINE ECOLOGY-PROGRESS SERIES*, 115, 1-1.
- Campana, S. E. (1992). *Otolith microstructure examination and analysis* (pp. 73-100). D. K. Stevenson (Ed.). Department of Fisheries and Oceans.
- Carvalho, M. G., Moreira, C., Queiroga, H., Santos, P. T., & Correia, A. T. (2017). Pelagic

- 
- Ecology Progress Series*, 650, 19-36.
- Gregory, W. K. (1913). Convergence and applied phenomena in the mammalia. *Rep Br Assoc Adv Sci*, 83, 525-526.
- Griffiths, S.P. (2000). The use of clove oil as an anaesthetic and method for sampling intertidal rockpool fishes. *Journal of Fish Biology*, 57: 1453-1464.
- Hall, A. E., Vitale, L., & Kingsford, M. J. (2019). Planktonic larval duration, early growth, and the influence of dietary input on the otolith microstructure of *0RW1S34RfeSDcfkexd09rT2scolopsis bilineatus1RW1S34RfeSDcfkexd09rT2* (nemipteridae). *Environmental Biology of Fishes*, 102(4), 541-552.
- Ho, L., Wang, S., Shao, K., Chen, I., & Chen, H. (2020). A long-term monitoring dataset of fish assemblages in rocky tidepools on the northern coast of taiwan. *Scientific Data*, 7(1), 84.
- Huang, S. Y., Yen, J. Y., Wu, B. L., & Shih, N. W. (2020). Field observations of sediment transport across the rocky coast of east Taiwan: Impacts of extreme waves on the coastal morphology by Typhoon Soudelor. *Marine Geology*, 421, 106088.
- Hundt, P. J., Liddle, E. B., Nielsen, S. V., Pinto, B. J., & Gamble, T. (2019). Sex chromosomes and sex-specific molecular markers in indo-pacific combtooth blennies (blenniidae, istiblennius). *Marine Ecology Progress Series*, 627, 195.
- Kim, B. J., & An, J. H. (2007). New Korean record of the streaky rockskipper, *Istiblennius dussumieri* (Perciformes: Blenniidae). *Korean Journal of Ichthyology*, 19(2), 160-163.
- Kuznetsova, A., Brockhoff, P. B., & Christensen, R. H. B. (2015). Package ‘lmerTest’. *R package version*, 2(0), 734.
- Lobel, L. K. (2005). *Field studies evaluating developmental and reproductive effects of chemical exposure in the coral reef fish, Abudefduf sordidus (Pomacentridae)*. University of Massachusetts Boston.
- Lucas, J. S. (1982). Quantitative studies of feeding and nutrition during larval development of the coral reef asteroid *Acanthaster planci* (L.). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 65(2), 173-193.
- Luiz, O. J., Allen, A. P., Robertson, D. R., Floeter, S. R., Kulbicki, M., Vigliola, L., . . . Madin, J. S. (2013). Adult and larval traits as determinants of geographic range size among tropical reef fishes. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 110(41), 16498.

- 
- Marliave, J. B. (1986). Lack of planktonic dispersal of rocky intertidal fish larvae. *Transactions of the American Fisheries Society*, 115(1), 149-154.
- McLeod, I. M., Jones, R. E., Jones, G. P., Takahashi, M., & McCormick, M. I. (2015). Interannual variation in the larval development of a coral reef fish in response to temperature and associated environmental factors. *Marine Biology*, 162(12), 2379-2389.
- McLeod, I. M., McCormick, M. I., Munday, P. L., Clark, T. D., Wenger, A. S., Brooker, R. M., . . . Jones, G. P. (2015). Latitudinal variation in larval development of coral reef fishes: Implications of a warming ocean. *Marine Ecology Progress Series*, 521, 129-141.
- Mehraban, H. R., & Esmaili, H. R. (2017). New geographical record of the lined rockskipper, *Istiblennius lineatus* (Valenciennes, 1836) from the Iranian coast of the Makran Sea (Teleostei, Blenniidae). *Check List*, 13(6), 743-746.
- Mihalitsis, M., Hemingson, C. R., Goatley, C. H. R., & Bellwood, D. R. (2021). The role of fishes as food: A functional perspective on predator–prey interactions. *Functional Ecology*, 35(5), 1109-1119.
- MITO, S. (1954). Breeding habits of a blennioid fish, *Salarias enosimae*. *Japanese Journal of Ichthyology*, 3(3-5), 144-152.
- Münkemüller, T., Lavergne, S., Bzeznik, B., Dray, S., Jombart, T., Schiffrers, K., & Thuiller, W. (2012). How to measure and test phylogenetic signal. *Methods in Ecology and Evolution*, 3(4), 743-756.
- Murase, A. (2013). Community structure and short temporal stability of a rockpool fish assemblage at Yaku-shima Island, southern Japan, northwestern Pacific. *Ichthyological Research*, 60(4), 312-326.
- Nagatomo, S., Machida, Y., & Endo, H. (2001). Growth-related changes in morphology and food habit of a blenny, *Istiblennius edentulus*, inhabiting rock pools at Shiranohana on Yokonami Peninsula, Kochi prefecture [Japan]. *Bulletin of Marine Science and Fisheries-Kochi University (Japan)*.
- Nakabo T (2013) Fishes of Japan with pictorial keys to the species, 3rd edition. Tokai University Press.
- Nakamura, Y., Shibuno, T., & Yamaoka, K. (2012). Relationship between pelagic larval duration and abundance of tropical fishes on temperate coasts of Japan. *Journal of Fish Biology*, 80(2), 346-357.

- 
- O'Connor, M. I., Bruno, J. F., Gaines, S. D., Halpern, B. S., Lester, S. E., Kinlan, B. P., & Weiss, J. M. (2007). Temperature control of larval dispersal and the implications for marine ecology, evolution, and conservation. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *104*(4), 1266-1271.
- Ohlberger, J., Mehner, T., Staaks, G., & Hölker, F. (2012). Intraspecific temperature dependence of the scaling of metabolic rate with body mass in fishes and its ecological implications. *Oikos*, *121*(2), 245-251.
- Okada, T., Ishihara, K., Murase, A., & Hino, T. (2015). A latitudinal gradient in the biogeographic compositions of rock pool fish assemblages on the Pacific coast of central Japan: an examination of the influence of the Kuroshio Current. *Biogeography*, *17*, 1-11.
- Osborn, H. F. (1917). Heritage and habitus. *Science*, *45*(1174), 660-661.
- O'Sullivan, R. J., Aykanat, T., Johnston, S. E., Kane, A., Poole, R., Rogan, G., . . . Reed, T. E. (2019). Evolutionary stasis of a heritable morphological trait in a wild fish population despite apparent directional selection. *Ecology and Evolution*, *9*(12), 7096-7111.
- Pankhurst, N. W., & Munday, P. L. (2011). Effects of climate change on fish reproduction and early life history stages. *Marine & Freshwater Research*, *62*(9), 1015-1026.
- Patzner, R. A. (Ed.). (2009). *The biology of blennies*. CRC Press.
- Pennell, M. W., Eastman, J. M., Slater, G. J., Brown, J. W., Uyeda, J. C., FitzJohn, R. G., ... & Harmon, L. J. (2014). geiger v2. 0: an expanded suite of methods for fitting macroevolutionary models to phylogenetic trees. *Bioinformatics*, *30*(15), 2216-2218.
- Pepin, P. (1991). Effect of temperature and size on development, mortality, and survival rates of the pelagic early life history stages of marine fish. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences CJFSDX*, *Vol.48, no.3, p 503-518, March 1991.12 Fig, 8 Tab, 135 Ref.*
- Pinheiro, J., Bates, D., DebRoy, S., Sarkar, D., Heisterkamp, S., Van Willigen, B., & Maintainer, R. (2017). Package 'nlme'. *Linear and nonlinear mixed effects models, version, 3*(1).
- Raventos, N., Torrado, H., Rohan, A., Alcoverro, T., & Macpherson, E. (2021). Temperature reduces fish dispersal as larvae grow faster to their settlement size. *The Journal of Animal Ecology*, *90*(6), 1419-1432.
- Revell, L. J. (2012). phytools: an R package for phylogenetic comparative biology (and

- other things). *Methods in ecology and evolution*, (2), 217-223.
- Robitzch, V. S. N., Lozano-Cortes, D., Kandler, N. M., Salas, E., & Berumen, M. L. (2016). Productivity and sea surface temperature are correlated with the pelagic larval duration of damselfishes in the red sea. *Marine Pollution Bulletin*, 105(2), 566-574.
- Sanvicente-Añorve, L., Zavala-Hidalgo, J., Allende-Arandía, E., & Hermoso-Salazar, M. (2018). Larval dispersal in three coral reef decapod species: Influence of larval duration on the metapopulation structure. *PLoS One*, 13(3)
- Schilling, H. T., Everett, J. D., Smith, J. A., Stewart, J., Hughes, J. M., Roughan, M., . . . Suthers, I. M. (2020). Multiple spawning events promote increased larval dispersal of a predatory fish in a western boundary current. *Fisheries Oceanography*, 29(4), 309-323.
- Shafer, D. J. (1998). Early life history growth and settlement dynamics of a tropical reef fish (Gobiidae: *Bathygobius coalitus*). University of Hawai'i at Manoa.
- Spies, B. T., & Steele, M. A. (2016). Effects of temperature and latitude on larval traits of two estuarine fishes in differing estuary types. *Marine Ecology Progress Series*, 544, 243-255.
- Sponaugle, S. & Cowen, R. K. (1994). Larval durations and recruitment patterns of two Caribbean gobies (Gobiidae): contrasting early life histories in demersal spawners. *Marine Biology* 120, 133–143.
- Sponaugle, S., Grorud-Colvert, K., & Pinkard, D. (2006). Temperature-mediated variation in early life history traits and recruitment success of the coral reef fish *thalassoma bifasciatum* in the florida keys. *Marine Ecology Progress Series*, 308, 1-15.
- Thia, J. A., Riginos, C., Liggins, L., Figueira, W. F., & McGuigan, K. (2018). Larval traits show temporally consistent constraints, but are decoupled from postsettlement juvenile growth, in an intertidal fish. *The Journal of Animal Ecology*, 87(5), 1353-1363.
- Thresher, R. E., & Brothers, E. B. (1989). Evidence of intra-and inter-oceanic regional differences in the early life history of reef-associated fishes. *Marine Ecology Progress Series*. *Oldendorf*, 57(2), 187-205.
- Victor, B. C., & Wellington, G. M. (2000). Endemism and the pelagic larval duration of reef fishes in the eastern pacific ocean. *Marine Ecology Progress Series*, 205, 241-248.

- 
- Vigliola, L., & Meekan, M. G. (2009). The back-calculation of fish growth from otoliths. In *Tropical fish otoliths: information for assessment, management and ecology* (pp. 174-211). Springer, Dordrecht.
- Webb, C. O., Ackerly, D. D., McPeck, M. A., & Donoghue, M. J. (2002). Phylogenies and Community Ecology. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 33, 475–505.
- Wellington, G. M., & Victor, B. C. (1989). Planktonic larval duration of one hundred species of pacific and atlantic damselfishes (pomacentridae). *Marine Biology*. Berlin, Heidelberg, 101(4), 557-567.
- Wen, C.K., Chen, L., & Shao, K. (2018). Regional and Seasonal Differences in Species Composition and Trophic Groups for Tidepool Fishes of a Western Pacific Island – Taiwan. *ILMU KELAUTAN: Indonesian Journal of Marine Sciences*, 23, 1-18.
- Wen, K. C., Shao, K. T., Ho, L. T., & Chen, L. S. (2005). A comparison between clove oil and rotenone for collecting subtropical intertidal fishes. *臺灣水產學會刊*, 32(1), 29-39.
- White, G. E., Hose, G. C., & Brown, C. (2015). Influence of rock-pool characteristics on the distribution and abundance of inter-tidal fishes. *Marine Ecology*, 36(4), 1332-1344.
- Wilson, D. T., & McCormick, M. I. (1999). Microstructure of settlement-marks in the otoliths of tropical reef fishes. *Marine Biology*, 134(1), 29-41.
- Zong-Han Chan (2021) Interactive effects of allometric energy and temperature on larval growth for two subtropical reef fish species. Master of Science, National Taiwan University.



圖

圖 1. 台灣南北的五個採樣地點 (粉色圓圈), 包括: 野柳 (YL)、八斗子 (BDZ)、澳底 (AD)、海口 (HK) 和九鵬 (JP)。綠色三角形代表氣象局的海水溫度測站、黑色星號代表有放置溫度記錄儀的採樣地點。

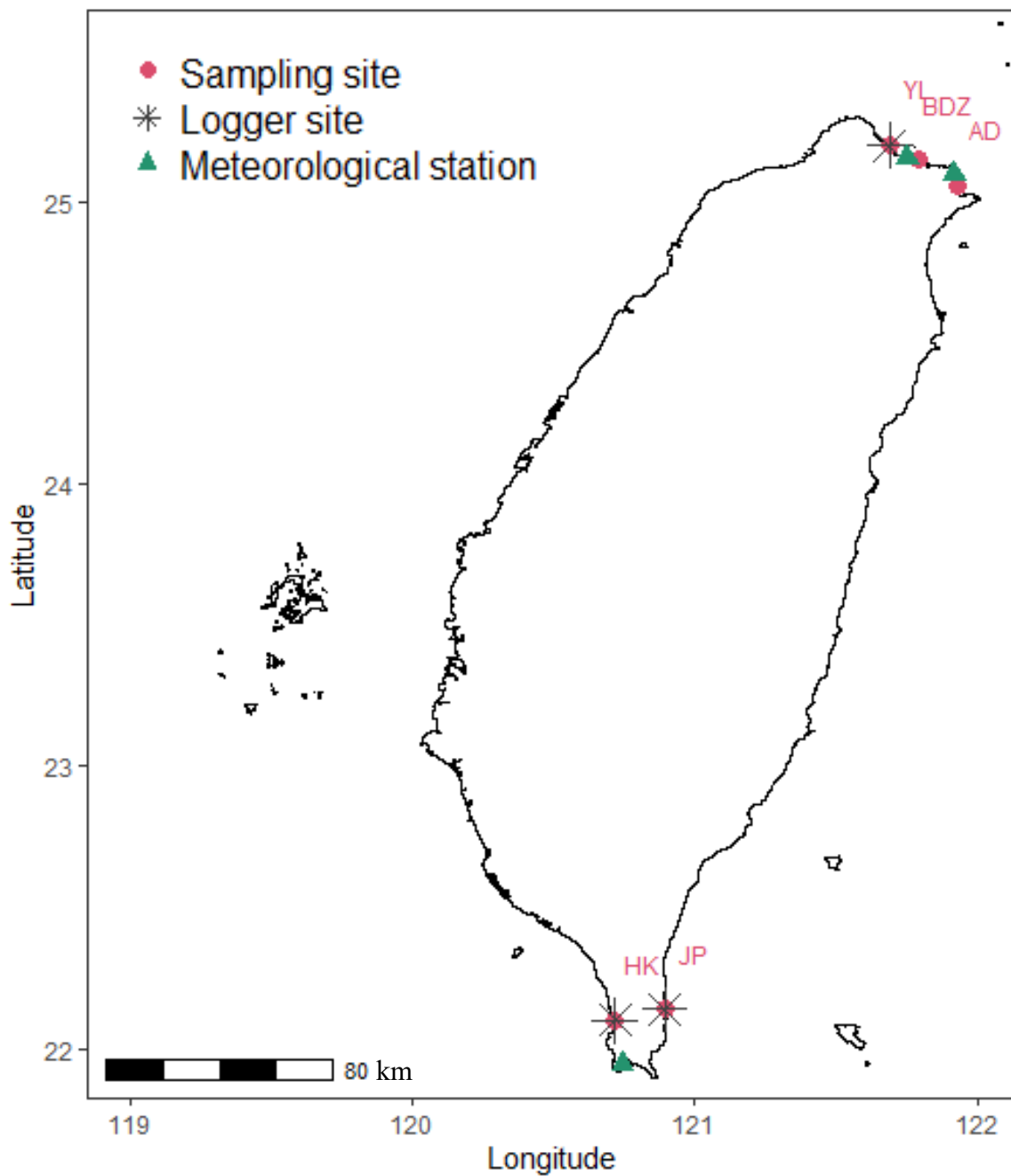


圖 2. 耳石測量示意圖 (以 *I. edentulous* 為例)。耳石的核心以星號表示，沉降輪 (settlement mark) 的辨識方法為利用輪與輪之間的寬度突然大幅度變化時的位置 (圖中紅色箭頭標示處；下圖的 increment width 以五天為一個點)，*I. edentulous* 沉降前的耳石輪寬較小，反之，沉降後的耳石輪寬較大。綠色點代表 *I. edentulous* 的仔魚期、藍色點代表沉降後的年齡。 R_0 代表孵化時的耳石長度； R_s 代表沉降時的耳石長度； R_{cp} 代表被捕捉時的耳石長度。

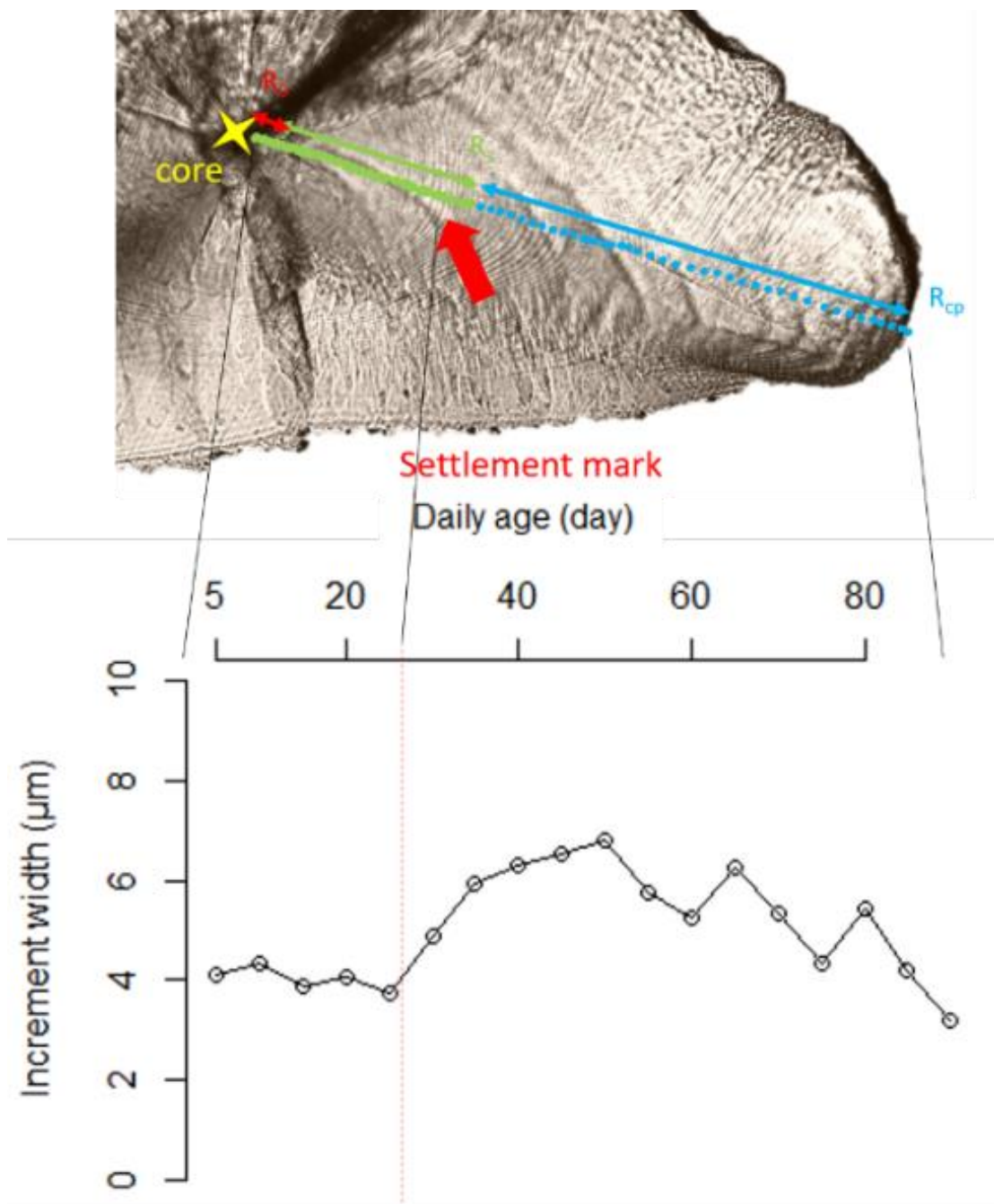
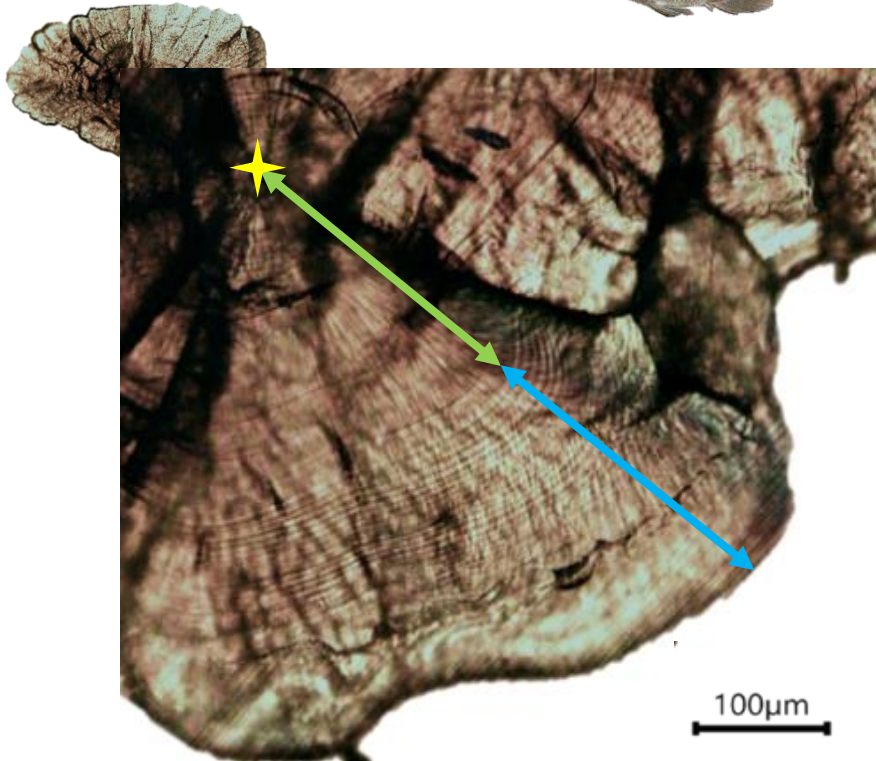




圖 3. 魚種圖片和耳石照片(2a)-(2e)，星號代表耳石的核心，綠線代表仔魚期（從核心到沉降輪），沉降後的長度（沉降輪到耳石邊緣）由藍線表示。

(3a) *A. sordidus*



(3b) *B. fuscus*

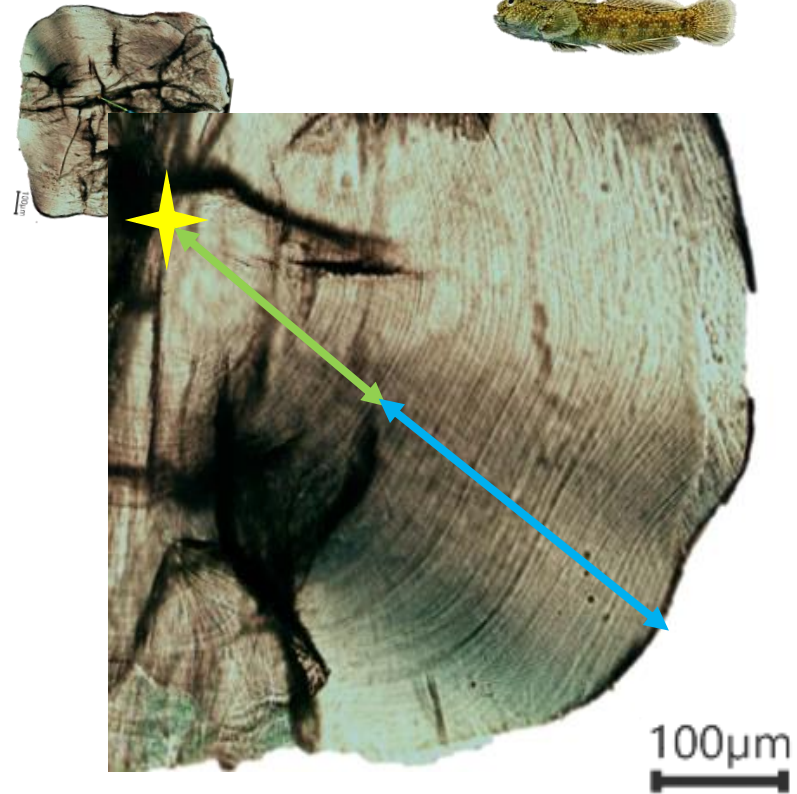
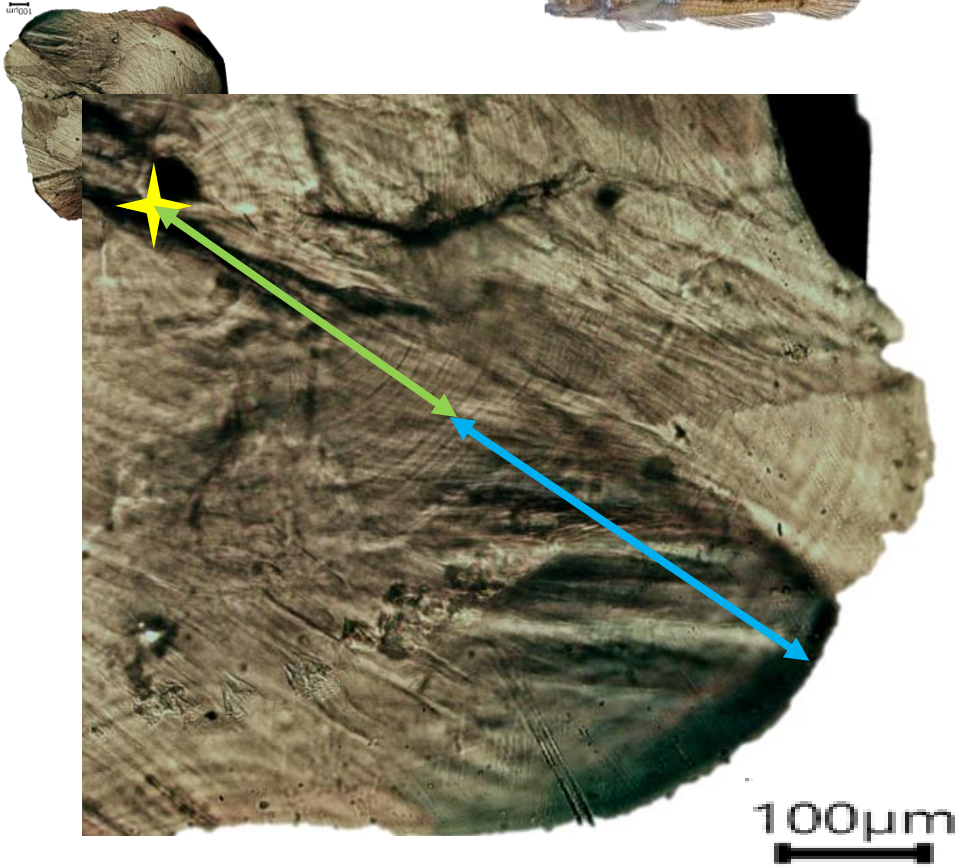


圖 3. 接續

(3c) *B. cocosensis*



(3d) *I. edentulous*

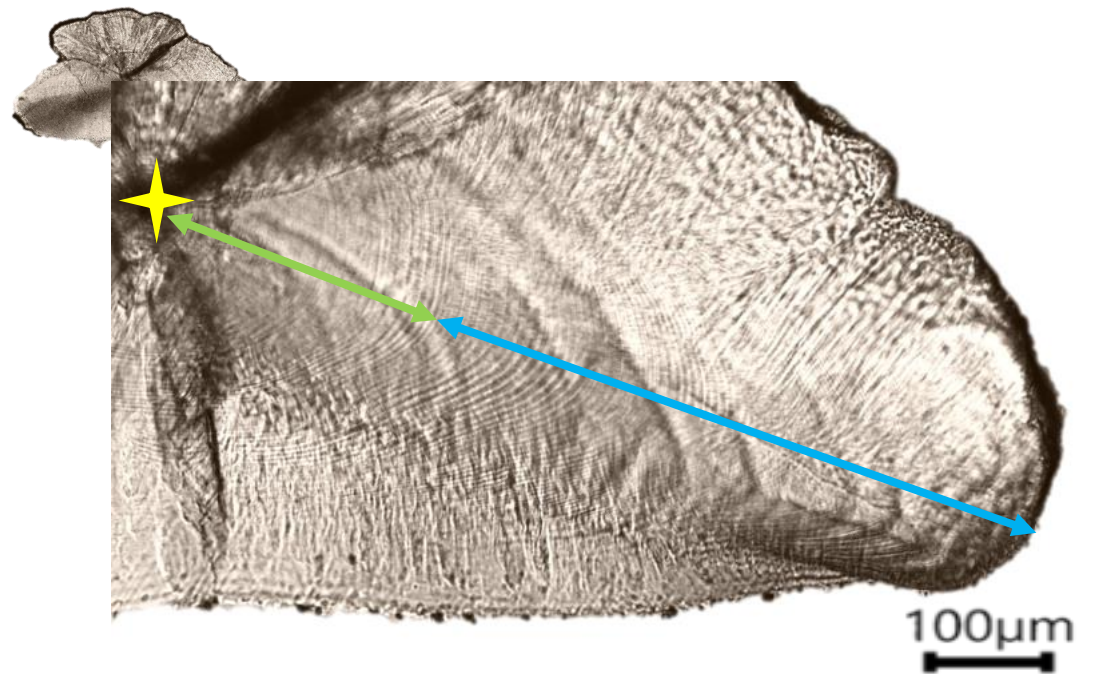
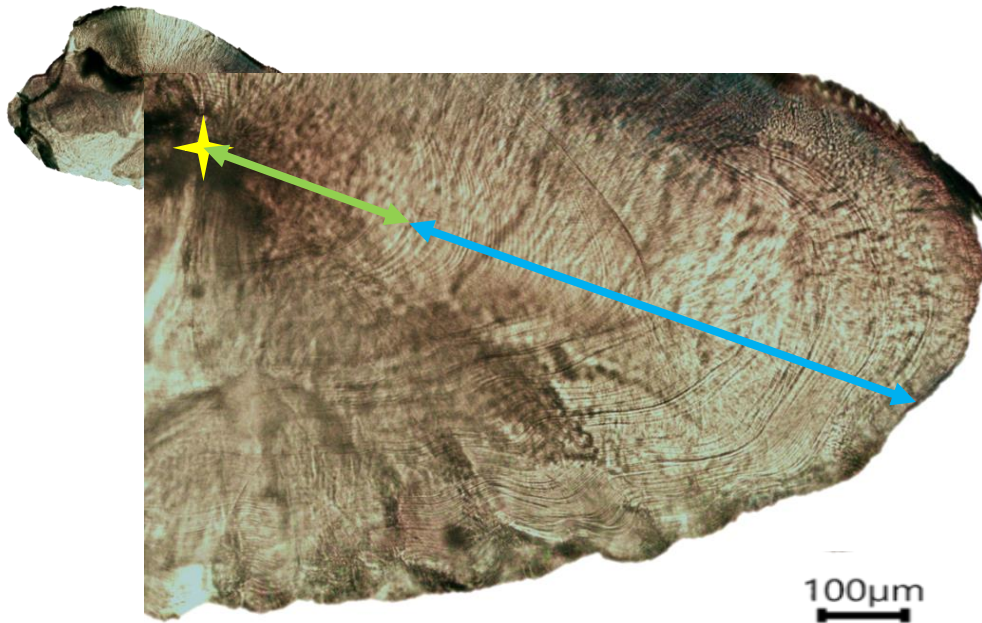


圖 3. 接續

(3e) *I. lineatus*



(3f) *P. striatus*

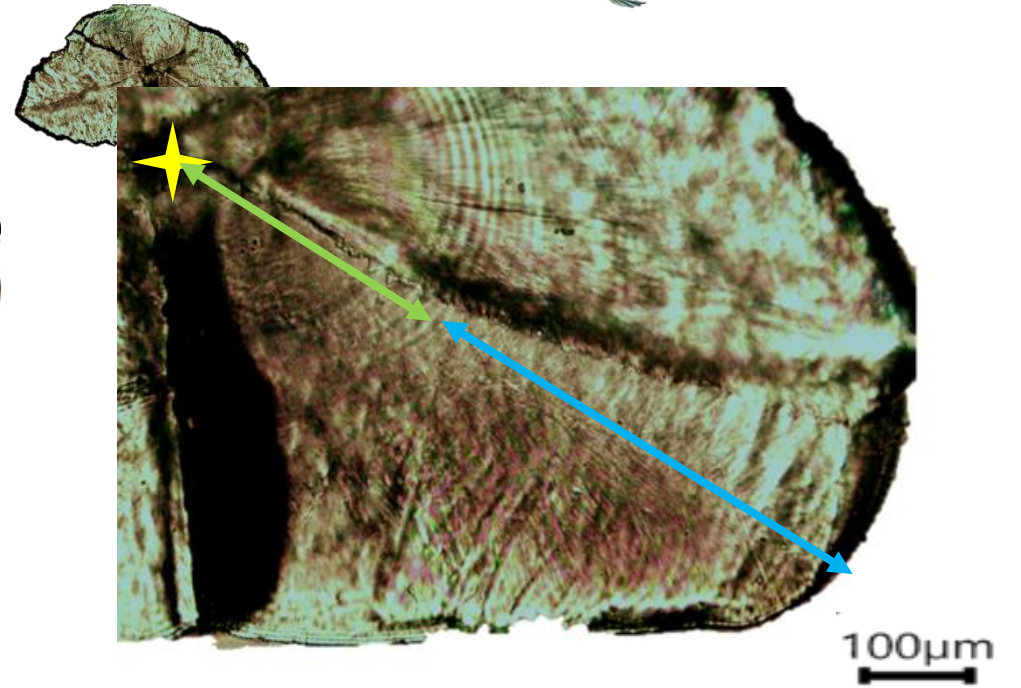




圖 4. 各物種個體孵化時的月份。由個體捕捉時的日期扣掉仔魚期而得。黑色的 bar 代表北部的樣本，灰色則是南部的樣本。

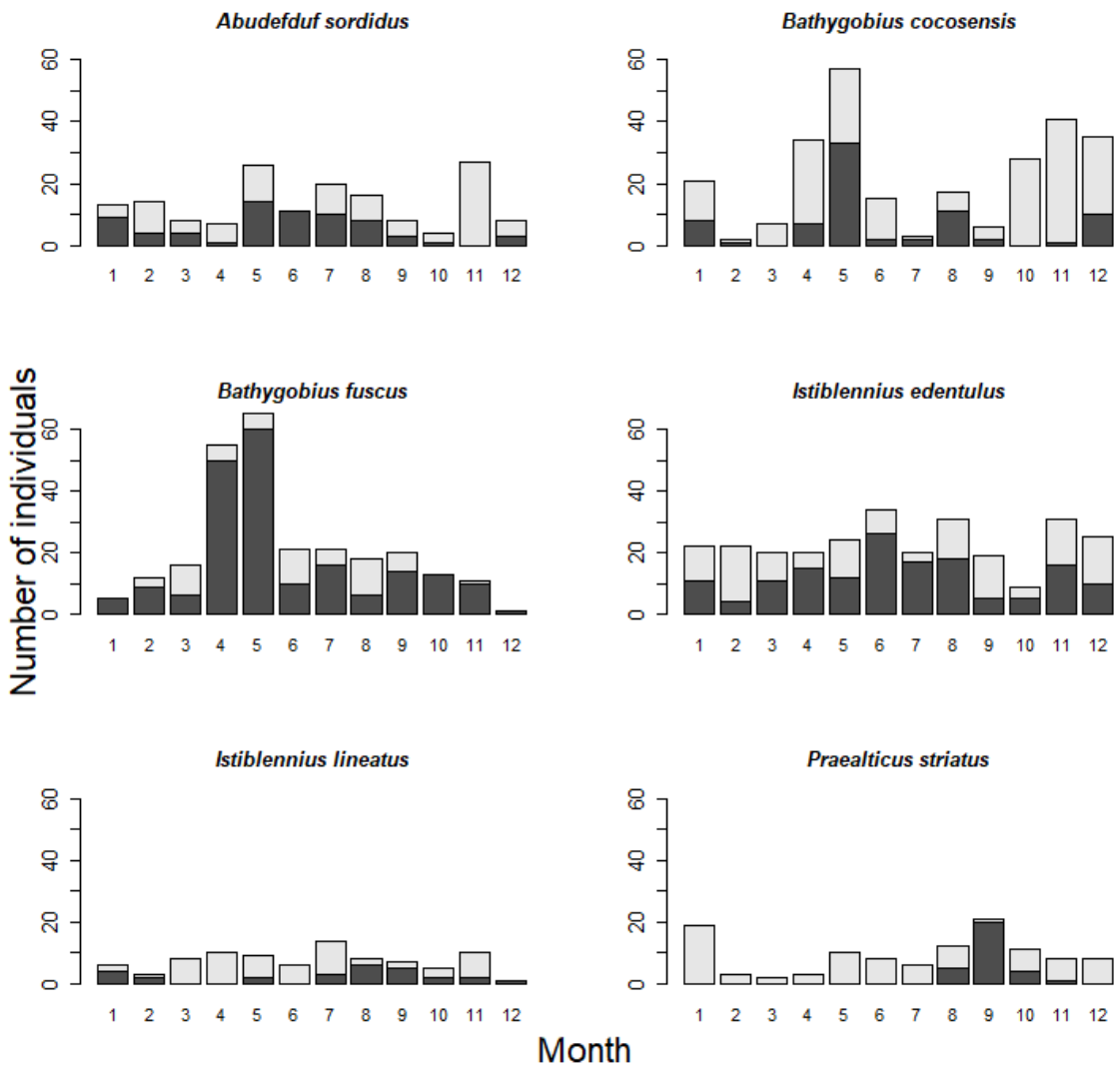




圖 5. 採樣地點的季節溫度變化 (a) 與機率密度函數 (b) 圖。a 圖的月份分為紫色 (暖季: 5-10 月) 和 橘色 (涼季: 11-4 月)。b 圖亦以此顏色區分。野柳與八斗子使用的溫度資料一致，因此只使用野柳溫度資料作圖。

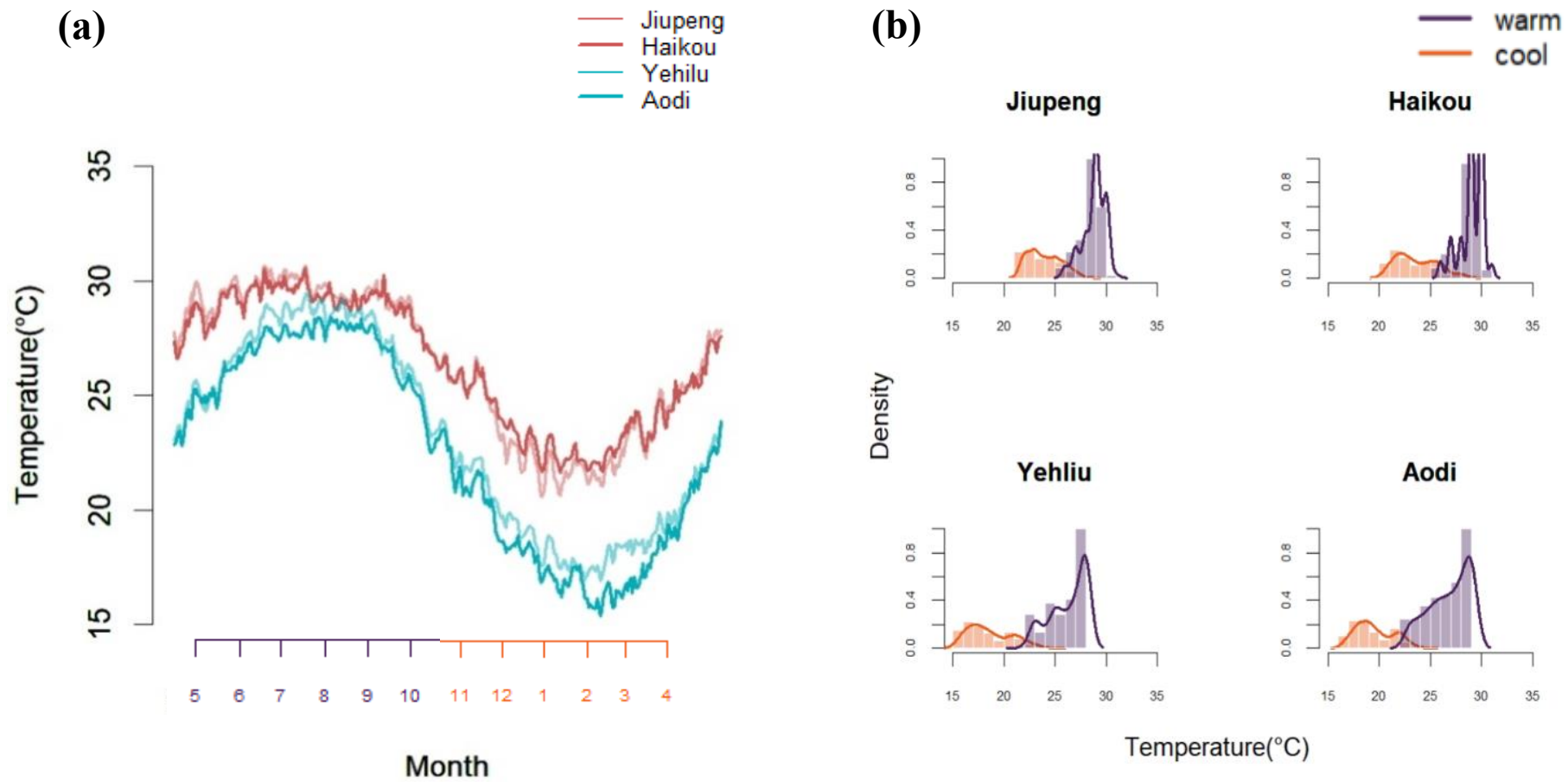
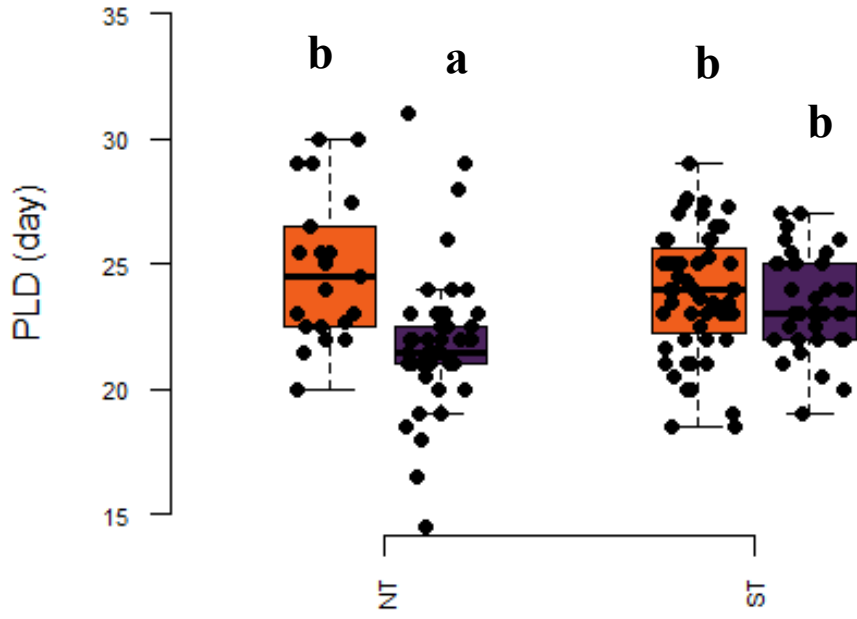


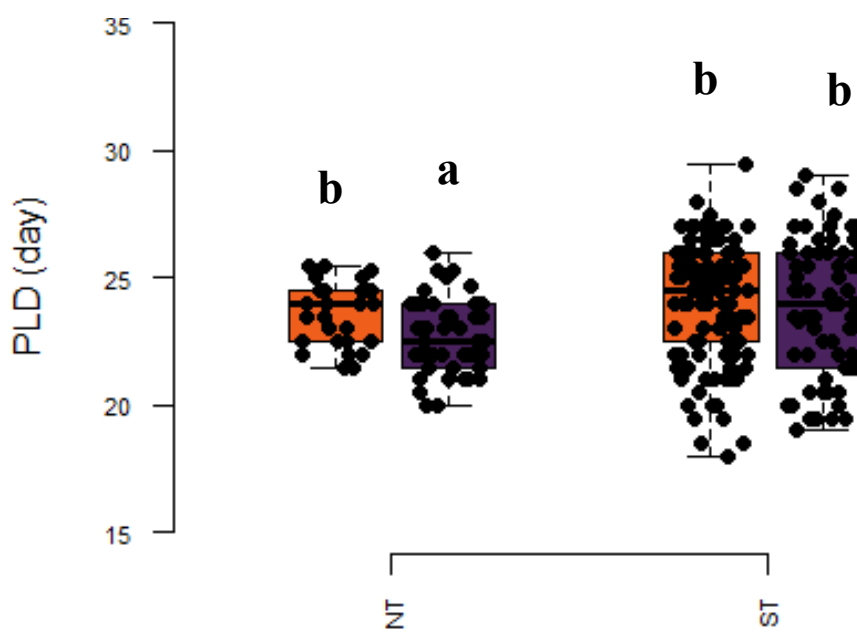


圖 6. 目標物種 *A. sordidus* (6a), *B. fuscus* (6b), *B. cocosensis* (6c), *I. edentulous* (6d), *I. lineatus* (6e), *P. striatus* (6e) 在不同地點 (台灣北部 (NT)、南部 (ST)) 和孵化季節 (暖季 (紫色)、涼季 (橘色)) 的平均仔魚期長度比較。Boxplot 上的字母代表平均仔魚期的顯著差異，是利用 ANOVA 所得出。

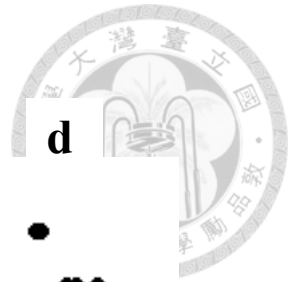
6a



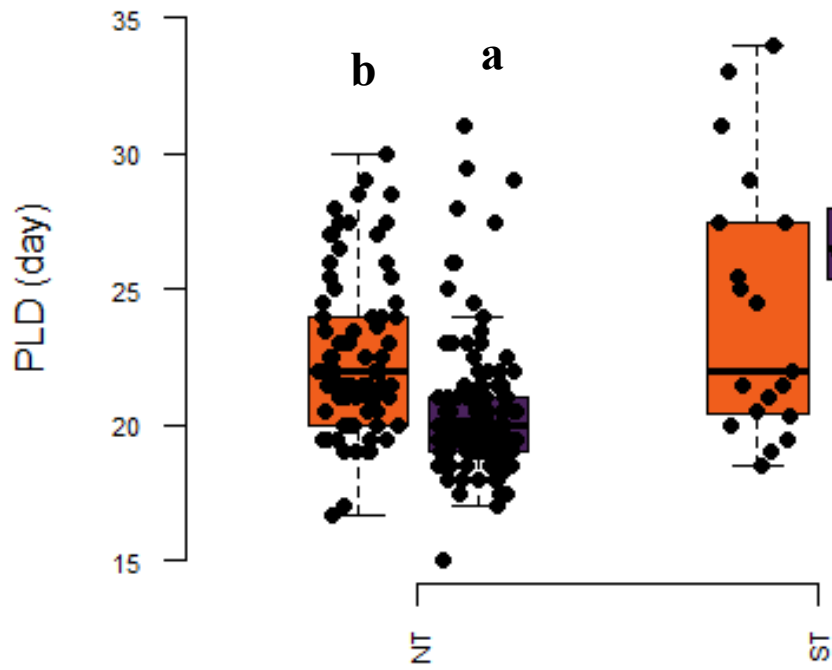
6b



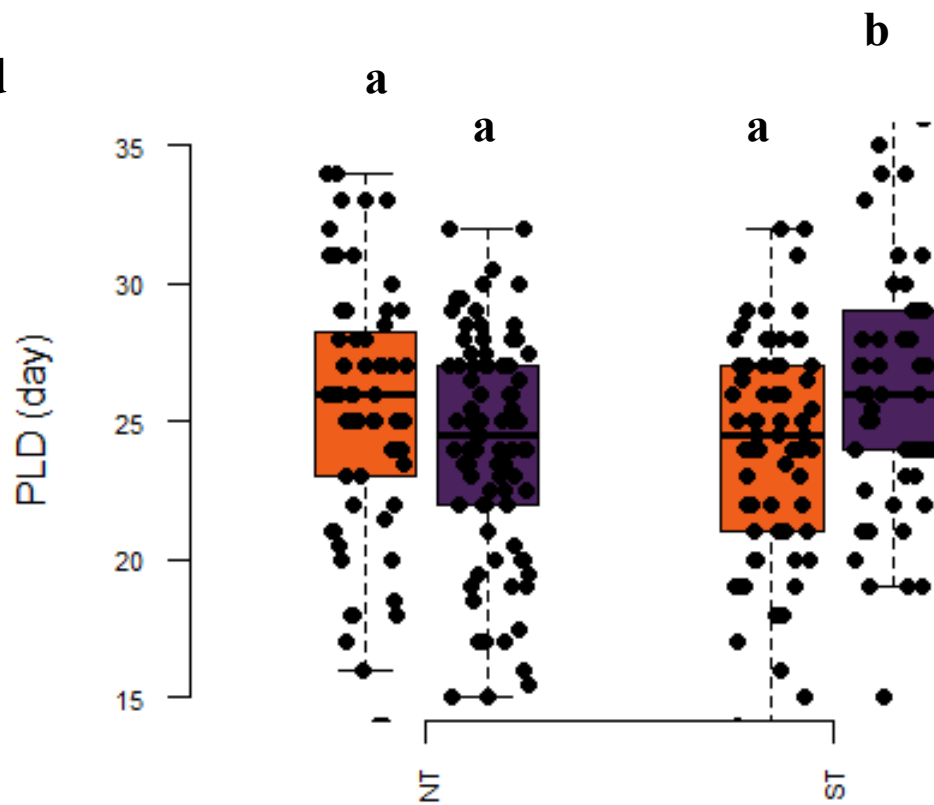
續圖 6.



6c



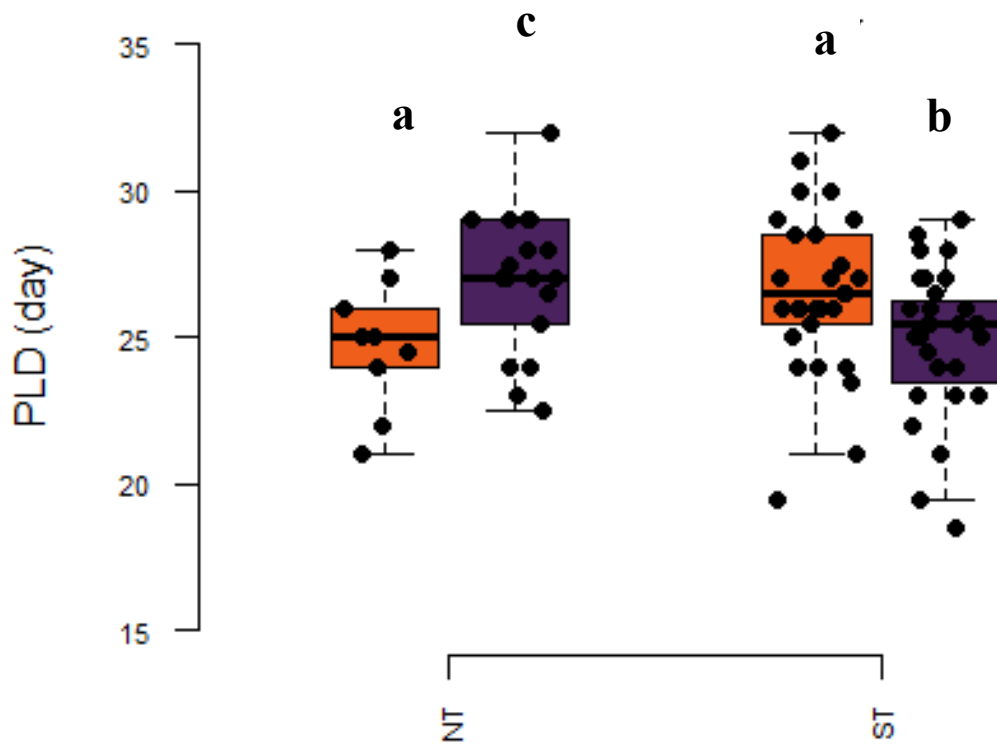
6d



續圖 6.



6e



6f

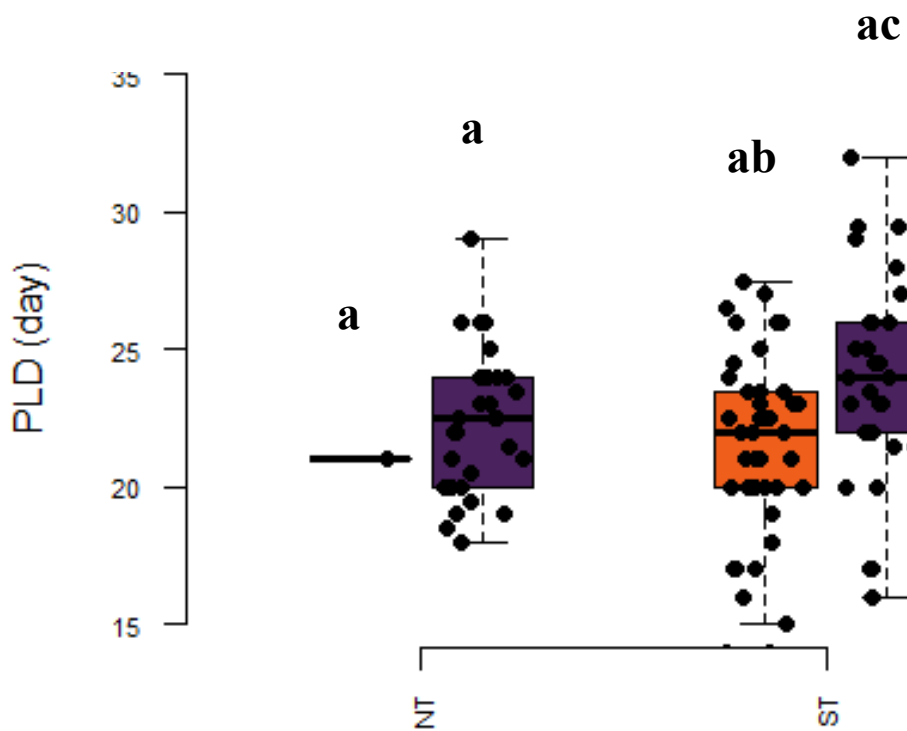




圖 7. 溫度對 *A. sordidus* (As), *B. fuscus* (Bf), *B. cocosensis* (Bc), *I. edentulous* (Ie), *I. lineatus* (Il), *P. striatus* (Ps) 的仔魚期在不同孵化季節和南北的影響。a 圖為物種在不同孵化季節的仔魚期變化，b 圖物種在台灣南北的仔魚期變化。物種分別在涼季和北部的平均仔魚期變化以黑色實線表示，需線則分別為暖季和台灣南部的物種。不同顏色的線代表物種在單一孵化季節或南北的仔魚期變化。

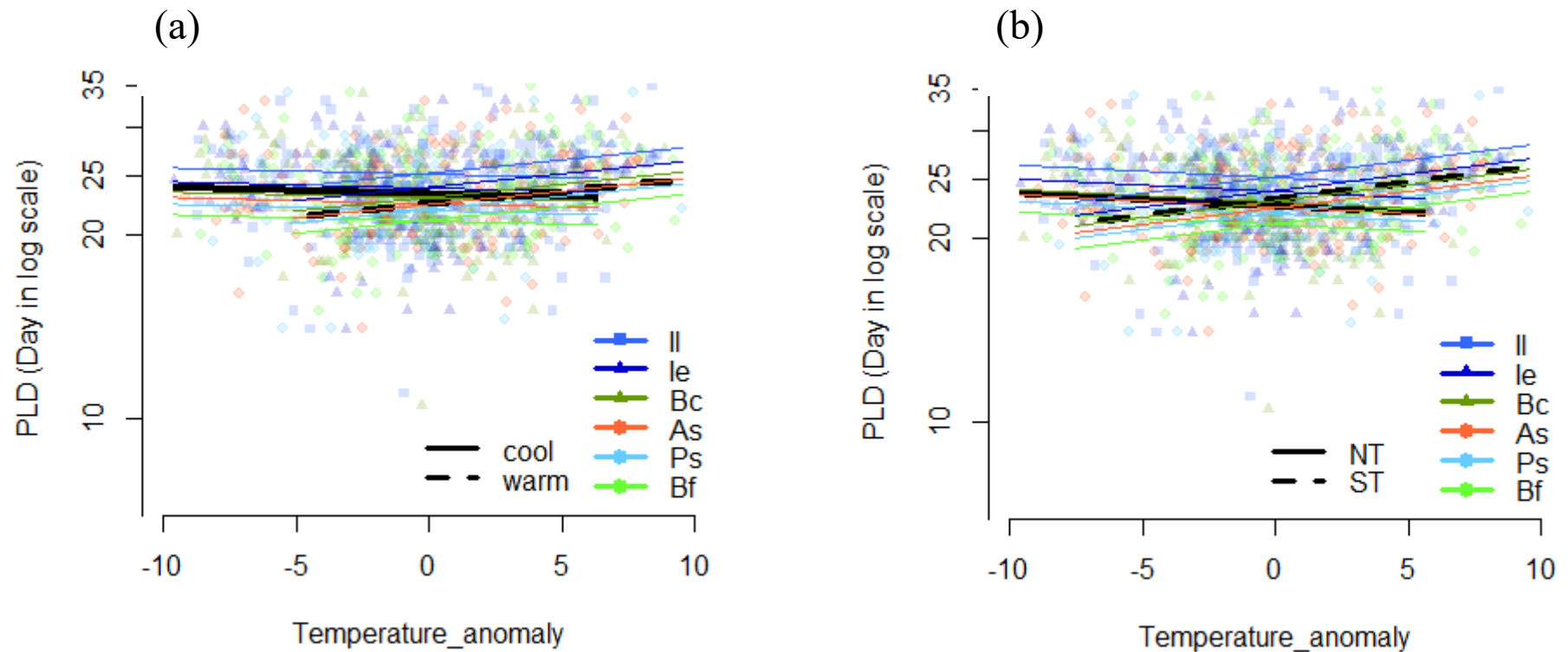


圖 8. 6 個研究物種的沉降體長比較。從小排至大分別為: *B. fuscus* 8.57 mm, *B. cocosensis* 8.66 mm, *P. striatus* 14.27 mm, *I. edentulous* 16.45 mm, *I. lineatus* 18.94 mm, *A. sordidus* 19.26 mm。

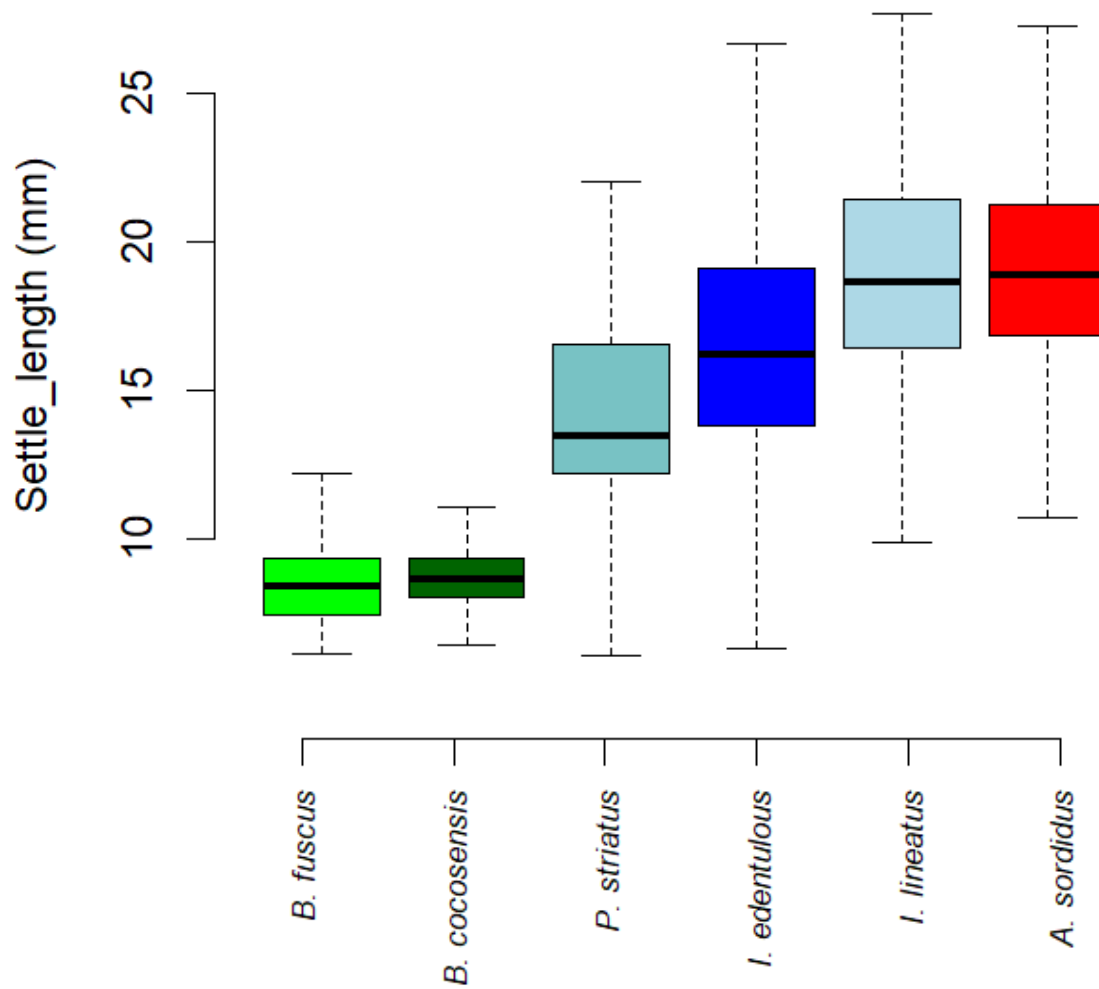
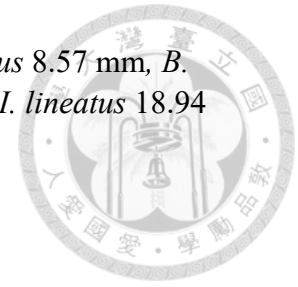


圖 9. 六個物種 *A. sordidus* (As), *B. fuscus* (Bf), *B. cocosensis* (Bc), *I. edentulous* (Ie), *I. lineatus* (Il), *P. striatus* (Ps) 平均沉降體長對仔魚期的影響。不同形狀的點代表物種分別在北部涼季、北部暖季、南部涼季以及南部暖季，實線表示沉降體長與仔魚期的線性回歸關係。不同顏色代表不同物種，使用的顏色與以上的圖皆相同。

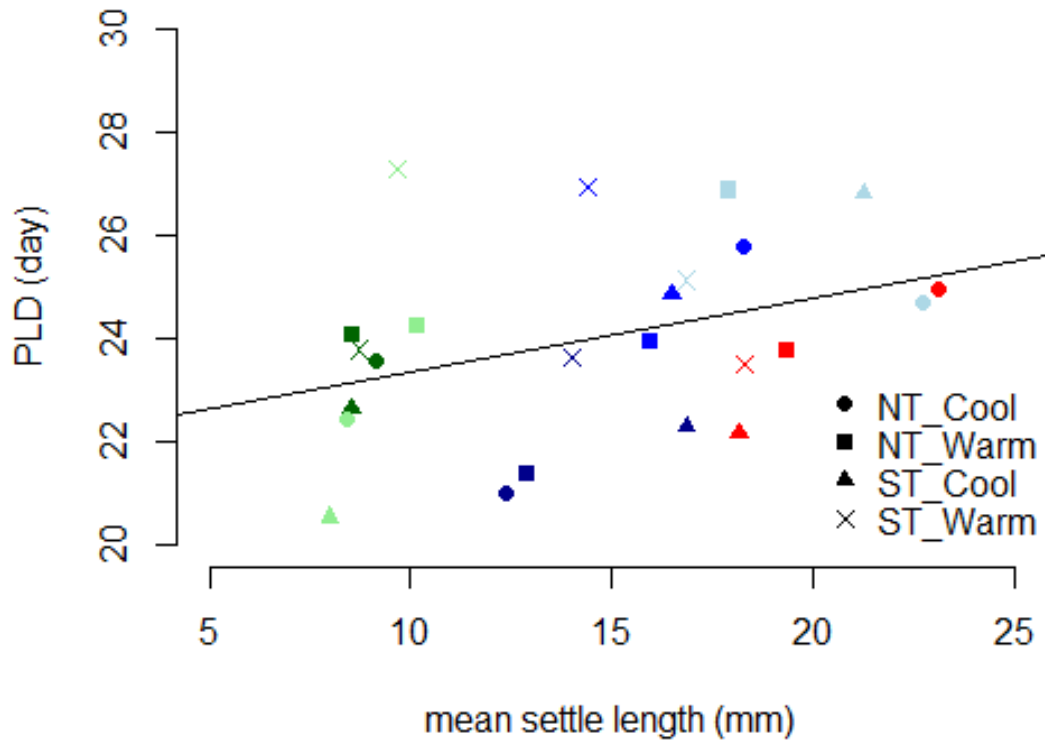
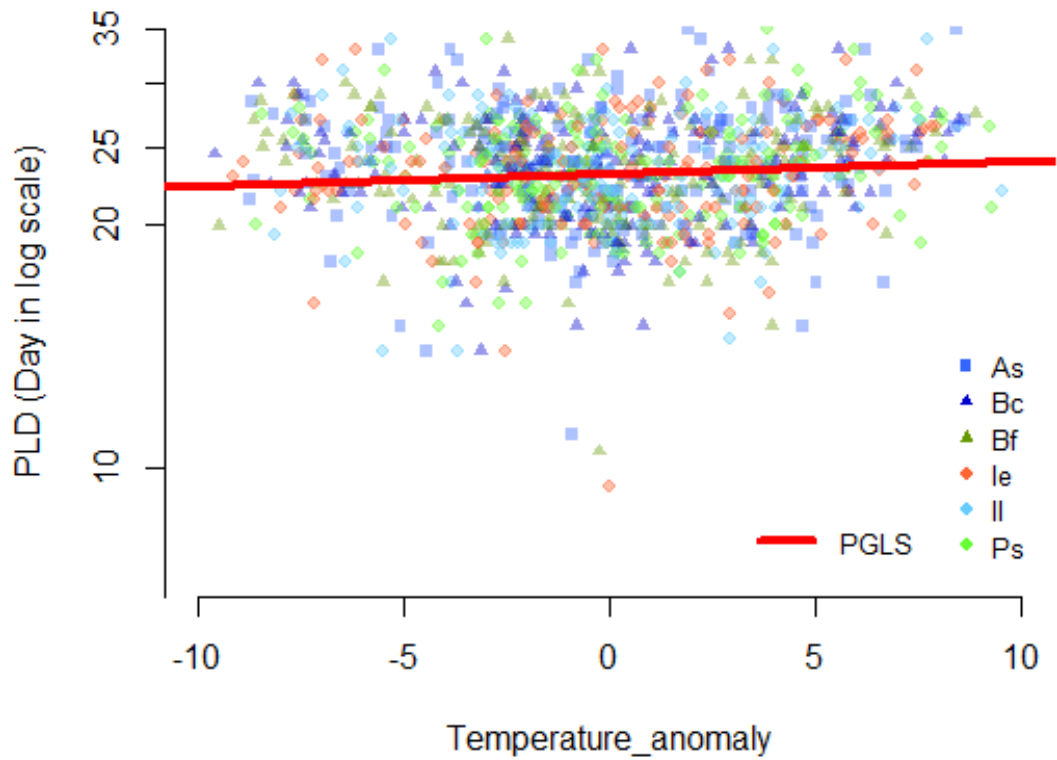


圖 10. 溫度對 *A. sordidus* (As), *B. fuscus* (Bf), *B. cocosensis* (Bc), *I. edentulous* (Ie), *I. lineatus* (Il), *P. striatus* (Ps) 仔魚期的影響，並考慮物種之間的親緣關係。紅色實線為系統發育最小二乘法回歸模型 (PGLS, slope = 0.0035)，不同物種以顏色區分，科別以點的形狀區分。



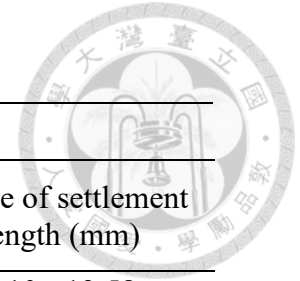


表格

表 1. 選定的六種目標物種的樣本數量以及生物學特徵。Total samples 代表總共採集到的樣本，因為樣本過多，因此經過 subsample 後，使用的數量為括號內的數字。*A. sordidus* 的總使用樣本數 (N) 為 162 隻；*B. cocosensis* 為 266 隻；*B. fuscus* 為 258 隻；*I. edentulous* 為 277 隻；*I. lineatus* 為 87 隻 *P. striatus* 為 111 隻。生物學特徵包含仔魚期 (day) 和沉降時的長度 (mm)。

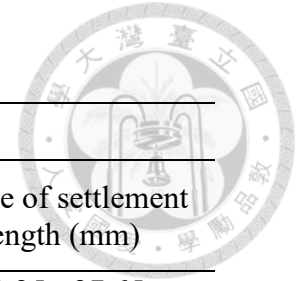
<i>A. sordidus</i>							
Region	Year	Total Samples (N)	Hatching Season	Age (day)	Total length (mm)	Range of PLD (day)	Range of settlement length (mm)
NT	2015-2021	87	Warm (47)	28 - 90	17.0 - 67.9	18.0 - 31.0	12.65 - 28.96
			Cool (21)	32 - 96	17.0 - 72.0	20.0 - 30.0	15.63 - 34.61
ST	2018-2021	183	Warm (38)	31 - 99	17.0 - 82.0	19.0 - 27.0	12.83 - 24.48
			Cool (56)	37 - 123	23.0 - 83.7	18.5 - 33.0	10.70 - 26.14
<i>B. cocosensis</i>							
Region	Year	Total Samples (N)	Hatching Season	Age (day)	Total length (mm)	Range of PLD (day)	Range of settlement length (mm)
NT	2019-2020	328	Warm (50)	44 - 143	17.0 - 52.0	20.0 - 26.0	4.81 - 11.49
			Cool (27)	47 - 140	29.0 - 56.0	21.5 - 25.5	7.89 - 11.51
ST	2018-2020	770	Warm (76)	41 - 115	16.0 - 61.0	19.0 - 29.0	5.78 - 11.43
			Cool (113)	39 - 136	7.0 - 60.0	18.0 - 29.5	6.41 - 11.89

接續表 1.



<i>B. fuscus</i>							
Region	Year	Total Samples (N)	Hatching Season	Age (day)	Total length (mm)	Range of PLD (day)	Range of settlement length (mm)
NT	2017-2019	328	Warm (119)	39 - 156	16.0 - 85.0	9.5 - 31.0	6.10 - 13.58
			Cool (81)	53 - 204	18.0 - 81.0	16.7 - 30.0	7.89 - 11.51
ST	2016-2020	770	Warm (39)	37 - 254	15.0 - 75.8	18.5 - 37.0	8.39 - 15.27
			Cool (19)	31 - 234	20.0 - 98.2	18.5 - 34.0	6.31 - 17.18
<i>I. edentulous</i>							
Region	Year	Total Samples (N)	Hatching Season	Age (day)	Total length (mm)	Range of PLD (day)	Range of settlement length (mm)
NT	2015-2020	570	Warm (83)	33 - 161	19.0 - 132.0	15.0 - 30.0	6.28 - 27.62
			Cool (67)	44 - 159	28.6 - 119.0	14.0 - 34.0	7.03 - 26.04
ST	2018-2021	348	Warm (54)	14 - 311	20.0 - 110.0	15.0 - 37.0	4.36 - 19.29
			Cool (73)	30 - 141	19.0 - 115.0	14.0 - 32.0	8.23 - 19.59

續表 1.



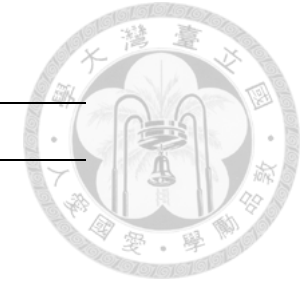
<i>I. lineatus</i>							
Region	Year	Total Samples (N)	Hatching Season	Age (day)	Total length (mm)	Range of PLD (day)	Range of settlement length (mm)
NT	2019-2020	58	Warm (18)	54 - 137	51.0 - 100.0	22.5 - 32.0	13.25 - 27.65
			Cool (9)	43 - 90	39.2 - 92.0	21.0 - 28.0	11.95 - 32.08
ST	2018-2020	546	Warm (31)	51 - 128	25.0 - 102.0	15.0 - 29.0	8.06 - 21.35
			Cool (29)	32 - 123	29.0 - 100.0	19.5 - 36.0	7.21 - 25.92
<i>P. striatus</i>							
Region	Year	Total Samples (N)	Hatching Season	Age (day)	Total length (mm)	Range of PLD (day)	Range of settlement length (mm)
NT	2019-2020	85	Warm (29)	45 - 105	39.0 - 82.0	18.0 - 29.0	11.03 - 30.58
			Cool (1)	60	17.0 - 59.9	21.0 - 21.0	12.39 - 12.39
ST	2018-2021	557	Warm (39)	45 - 143	17.0 - 81.1	16.0 - 29.5	6.05 - 21.14
			Cool (42)	26 - 102	19.2 - 84.3	14.0 - 26.0	4.27 - 22.00



表 2. 線性混合模型的列表，以 AIC score 來選擇最佳模型。每個模型的應變量皆為仔魚期 (PLD)，自變量為溫度，括號表示加入模型中的隨機效應，其中 1 表示斜率固定，放入 Temperature 表示斜率與截距皆不固定。最佳的模型以粗體字表示。

Response	Models	<i>df</i>	logLik	AIC
PLD	Temperature + (1 Species)	4	536.88	-1065.8
	Temperature + (1 Season)	4	516.93	-1025.7
	Temperature + (1 Region)	4	509.53	-1011.1
	Temperature + (Temperature Species)	6	542.22	-1072.4
	Temperature + (Temperature Season)	6	538.73	-1065.5
	Temperature + (Temperature Region)	6	541.56	-1071.1
	Temperature + (1 Species) + (1 Season)	5	554.65	-1099.3
	Temperature + (1 Species) + (Temperature Season)	7	572.96	-1131.9
	Temperature + (Temperature Species) + (1 Season)	7	557.16	-1100.3
	Temperature + (Temperature Species) + (Temperature Season)	9	574.35	-1130.7
	Temperature + (1 Species) + (1 Region)	5	549.79	-1089.6
	Temperature + (1 Species) + (Temperature Region)	7	581.43	-1148.9
	Temperature + (Temperature Species) + (Temperature Region)	9	579.14	-1140.3
	Temperature + (Temperature Species) + (1 Region)	7	554.75	-1095.5
	Temperature + (1 Season) + (1 Region)	5	527.56	-1055.1
	Temperature + (1 Season) + (Temperature Region)	7	551.55	-1103.1
	Temperature + (Temperature Season) + (Temperature Region)	9	560.88	-1121.8

表 2. 接續



Response	Models	<i>df</i>	logLik	AIC
	Temperature + (Temperature Season) + (1 Region)	7	550.60	-1101.2
	Temperature + (Temperature Species) + (1 Season) + (1 Region)	8	559.97	-1103.9
	Temperature + (1 Species) + (Temperature Season) + (1 Region)	8	578.55	-1141.1
	Temperature + (1 Species) + (1 Season) + (Temperature Region)	8	587.56	-1159.1
	Temperature + (1 Species) + (Temperature Season) + (Temperature Region)	10	593.30	-1166.6
	Temperature + (Temperature Species) + (1 Season) + (Temperature Region)	10	589.39	-1158.8
	Temperature + (Temperature Species) + (Temperature Season) + (1 Region)	10	576.48	-1133.0
	Temperature + (Temperature Species) + (Temperature Season) + (Temperature Region)	12	584.49	1145.0

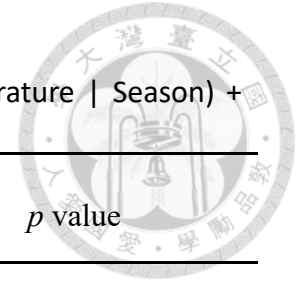


表 3. 仔魚期與溫度之最佳線性混合模型參數: Formula: $\log(\text{PLD}) \sim \text{Temperature} + (1 | \text{Species}) + (\text{Temperature} | \text{Season}) + (\text{Temperature} | \text{Region})$

Fixed effect	Estimated coefficient	SE	t value	<i>p</i> value
(Intercept)	3.13	0.031	101.74	< 0.0001
Temperature	0.0037	0.0083	0.45	0.682
Random effect	Variance	Std.Dev	<i>p</i> value	
Species	0.00356	0.0596	< 0.0001	
Season	0.00051	0.0285	< 0.0001	
Region	0.00028	0.0228	< 0.0001	
Marginal R ²	0.0078			
Conditional R ²	0.2474			

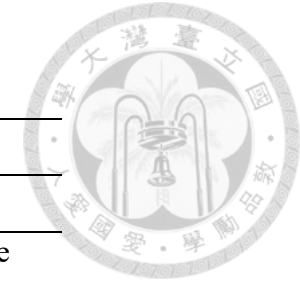


表 4. 利用 Tukey test 檢驗 6 個目標物種在不同孵化季節和地區的物種內平均仔魚期的變異。

Regional difference in mean PLDs for species							
Season	Region pair	<i>A. sordidus</i>		<i>B. cocosensis</i>		<i>B. fuscus</i>	
		Difference	p-value	Difference	p-value	Difference	p-value
Warm	ST-NT	1.6114	< 0.01	1.1559	< 0.01	7.0851	-
Cool	ST-NT	-0.8832	0.217	0.5022	0.279	1.7500	< 0.01
Seasonal difference in mean PLDs for species							
Season pair	Region	<i>A. sordidus</i>		<i>B. cocosensis</i>		<i>B. fuscus</i>	
		Difference	p-value	Difference	p-value	Difference	p-value
Warm-Cool	NT	-2.9772	< 0.001	-0.9397	< 0.01	-2.2731	< 0.001
Warm-Cool	ST	-0.4826	0.35	-0.2859	0.429	3.0619	< 0.01
Regional difference in mean PLDs for species							
Season	Region pair	<i>I. edentulous</i>		<i>I. lineatus</i>		<i>P. striatus</i>	
		Difference	p-value	Difference	p-value	Difference	p-value
Warm	ST-NT	2.3434	< 0.01	-2.0412	< 0.01	1.4717	0.059
Cool	ST-NT	-1.3097	0.075	2.1054	0.079	2.1054	0.079
Seasonal difference in mean PLDs for species							
Season pair	Region	<i>I. edentulous</i>		<i>I. lineatus</i>		<i>P. striatus</i>	
		Difference	p-value	Difference	p-value	Difference	p-value
Warm-Cool	NT	-1.1941	0.095	2.2222	< 0.05	1.3103	0.6276
Warm-Cool	ST	2.4589	< 0.01	-1.9244	< 0.05	2.4249	< 0.05

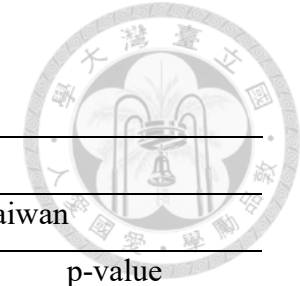
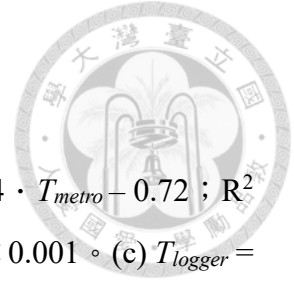


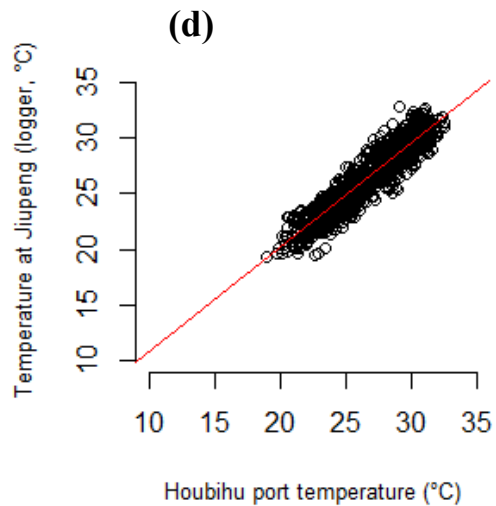
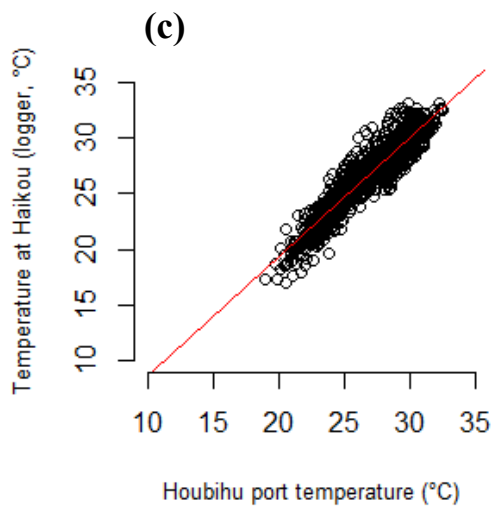
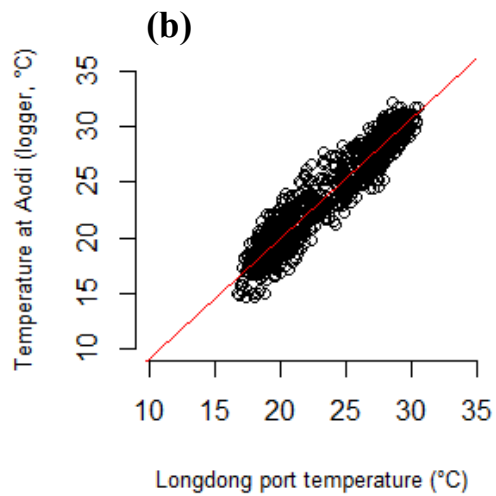
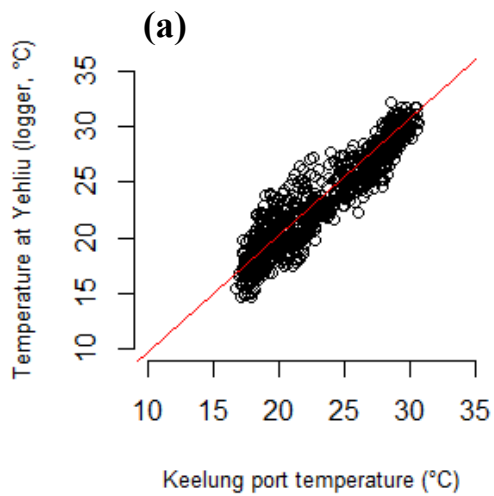
表 5. 利用 Tukey test 檢驗在不同孵化季節和地區時，不同科之間的平均沉降長度 (mm) 的變異。

Difference in mean settlement size among Family					
Season	Family pair	NorthernTaiwan		SouthernTaiwan	
		Difference	p-value	Difference	p-value
Warm	Pomacentridae-Gobiidae	9.9878	-	9.249	0.058
	Pomacentridae-Blenniidae	0.8267	0.334	3.421	0.020
	Gobiidae-Blenniidae	-9.161	-	-5.827	0.851
Cool	Pomacentridae-Gobiidae	14.484	-	-0.178	0.944
	Pomacentridae-Blenniidae	4.283	< 0.001	0.115	0.975
	Gobiidae-Blenniidae	-10.201	-	0.293	0.759

附錄



附錄 1、氣象局測站溫度與 Logger 溫度的關係。 (a) $T_{logger} = 1.04 \cdot T_{metro} - 0.72$; $R^2 = 0.90$; $p < 0.001$ 。 (b) $T_{logger} = 1.07 \cdot T_{metro} - 1.58$; $R^2 = 0.91$; $p < 0.001$ 。 (c) $T_{logger} = 1.06 \cdot T_{metro} - 2.07$; $R^2 = 0.88$; $p < 0.001$ 。 (d) $T_{logger} = 1.45 \cdot T_{metro} + 0.93$; $R^2 = 0.88$; $p < 0.001$ 。



附錄 2. 目標物種仔魚期與溫度之混合線性模型列表。



Random effects		
Species	Intercept (log(PLD))	Slope (day/° C)
<i>A. sordidus</i>	3.10	0.0037
<i>B. cocosensis</i>	3.13	0.0037
<i>B. fuscus</i>	3.05	0.0037
<i>I. edentulous</i>	3.17	0.0037
<i>I. lineatus</i>	3.22	0.0037
<i>P. striatus</i>	3.09	0.0037

附錄 3. 目標物種仔魚期與溫度之混合線性模型列表。



Region random effect

Region	Intercept (log(PLD))	Slope (day/°C)
Northern Taiwan	3.12	-0.0048
Southern Taiwan	3.14	0.0012

Season random effect

Season	Intercept (log(PLD))	Slope (day/°C)
Cool	3.15	-0.0024
Warm	3.11	0.0099
