

國立臺灣大學生物資源暨農學院森林環境暨資源學系

碩士論文

School of Forestry and Resource Conservation

College of Bioresources and Agriculture

National Taiwan University

Master's Thesis

飯島氏銀鮫 (*Squalidus iijimae*) 之生殖生物學研究

The Study of Reproductive Biology of *Squalidus iijimae*

許里至

Lee-Chih Sheu

指導教授：丁宗蘇 博士

劉奇璋 博士

Advisor: Tzung-Su Ding, Ph.D.

Chi-Chang Liu, Ph.D.

中華民國 114 年 8 月

August, 2025





謝 辭

三年的時間，說長有點太長，說短那是一點都不短，但細數這段日子的種種經歷，仍然無比值得。接觸到養魚那刻，就知道自己對淡水魚有極大的興趣，但是從沒想過會為此報考研究所，還如願以償地為台灣瀕危物種做出了微薄的貢獻。

能夠有這些機遇，最該感謝的肯定是兩位指導教授——鳥類大師丁宗蘇老師和淡水魚大師劉奇璋老師了。非本科生的我在剛踏進森林系時，內心徬徨失措，是丁老師接納了什麼都不會的我，讓我得以踏上這趟有趣的旅程；也感謝丁老師的引薦，讓我能向劉老師學習最喜歡的淡水魚。在研究的過程中，兩位恩師都給予我極具深度與高度的建議，尤其是劉老師在淡水魚生態上的提點以及提供我研究資源，這些都拓展了我的研究方向，也讓論文更加完整，誠摯感謝老師們的指導與包容。

感謝兩位口試委員，張明雄博士和黃世彬博士，願意撥冗指導並給予寶貴的建議。感謝劉老師、張惟哲博士、松駿學長、乃云以及智勛學長陪我每兩週一次的調查；感謝張博、淑瑋學姊、凱強學長、明芄學長、智勛學長、家妤、天愛、廷融、家辰、銓耀、程安在魚類知識、論文和簡報上的建議；感謝沖繩研討會旅程的各位夥（玩）伴；感謝家妤、家辰、欣揚在刺激花蓮差的陪伴；感謝室友在研究材料上的幫助。因為你們，我的碩班生活才如此精彩。

另外，想特別感謝臺北市立動物園的曹先紹博士、張明雄博士、謝欣怡區長、賴森煌大哥、陳立瑜學長以及鍾嘉能學長，有您們溫暖的陪伴和幫助，才讓我能每天都帶著愉快的心情去照顧小飯。

感謝我的家人和品萱，在我喜歡的道路上支持相伴。

最後，想要對為本研究而犧牲的每一隻飯島氏銀魷致上十二萬分的感謝和尊敬，這篇研究獻給你們。

摘要



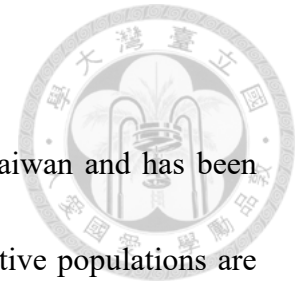
飯島氏銀魮 (*Squalidus iijimae*) 為臺灣特有種初級淡水魚類，也是被農業部列為瀕臨絕種保育類的重要保育對象。飯島氏銀魮目前僅於後龍溪流域存在原生族群，且近年於臺中市食水崙溪雙翠水壩發現一個被引入族群。本種因受到棲地破壞及外來種入侵等影響，數量急遽減少，是亟需採取保育措施的淡水魚種。本研究有二個主要目的，其一為獲取飯島氏銀魮的生殖生物學資料，包括性別、體長體重關係、肥滿度及生殖腺成熟度指數、孕卵數、卵徑頻度與繁殖季等。其二為建立人工養殖的標準方法，探討最適合飯島氏銀魮之飼養水溫、水質條件、光照週期、餌料、飼養密度、水體大小等環境因素，並觀察種魚行為表現，確認出最適合飯島氏銀魮生存的人工飼養環境，以做為未來保育及復育行動的依據，達到降低滅絕風險的結果。本研究以臺中市雙翠水壩的飯島氏銀魮域外族群為研究樣本，利用釣魚法以每兩週採集 15 尾的方式，共取得 480 尾樣本，以解剖方式獲得上述數據，並另採集 150 尾種魚於人工環境飼養，得到生殖生物學以及人工養殖結果。研究結果顯示，可利用雄魚具第二性徵「追星」做為飯島氏銀魮性別判斷標準。雄魚之體長體重關係式為 $W = 0.000006 \times L^{3.2391}$ ， $R^2 = 0.9038$ ，雌魚為 $W = 0.00002 \times L^{2.9254}$ ， $R^2 = 0.9225$ 。雄魚肥滿度介於 0.802–1.035，雌魚則介於 0.819–1.144，於 8、9 月最高，11 至 2 月最低。雄魚生殖腺成熟度介於 0.303–3.228，雌魚介於 0.303–22.308。總孕卵數介於 1,058–6,326 顆，且包含發育階段不同之卵粒，為分次成熟型。基於以上生殖生物學資料，推測飯島氏銀魮之繁殖期為 4 月至 10 月，9 月為生殖高峰期，且為多次生殖型。飯島氏銀魮的養殖須提供沒有含氮代謝物之良好水質環境，並謹慎控管魚類常見病原以避免感染。提供赤蟲、豐年蝦及含高蛋白質的人工飼料，待種魚肥滿度明顯增加後，自然配對或利用人工注射激素方式催產。本研究為國內極少數針對瀕臨絕種保育類淡水魚所進行之生殖生物學與人工繁養殖研究之一，不僅填補過去學界對該物種生殖資料的空白，亦為未來飯島氏銀魮保育策略提供

重要科學依據，亦可作為銀鮪屬其他種魚類的研究提供參考。

關鍵字：飯島氏銀鮪、特有種淡水魚、生殖生物學、生殖週期、人工養殖



Abstract



Squalidus ijimae is an endemic primary freshwater fish of Taiwan and has been listed as an endangered species by the Ministry of Agriculture. Native populations are currently restricted to the Houlong River basin, while an introduced population has recently been discovered in the Shuangcui Dam of the Shishuikue Stream in Taichung City. Due to habitat degradation and invasive species, the population has declined sharply, highlighting the urgent need for conservation. This study had two main objectives: (1) to investigate the reproductive biology of *S. ijimae*, including sex identification, length–weight relationships, condition factor, gonadosomatic index (GSI), fecundity, oocyte size distribution, and spawning season; and (2) to establish optimal artificial rearing conditions, including temperature, water quality, photoperiod, feeding regime, stocking density, and tank size, while monitoring behavior and reproductive performance. A total of 480 individuals were collected biweekly ($n = 15$) from the introduced population and dissected for data collection. An additional 150 broodstock were used for ex situ culture. Males exhibited nuptial tubercles as a reliable sex indicator. The length–weight equations were $W = 0.000006 \times L^{3.2391}$ ($R^2 = 0.9038$) for males and $W = 0.00002 \times L^{2.9254}$ ($R^2 = 0.9225$) for females. Condition factor peaked in August–September and was lowest from November to February. GSI ranged from 0.303–3.228 in males and 0.303–22.308 in females. Fecundity ranged from 1,058 to 6,326 oocytes, displaying asynchronous



development. Spawning likely occurs from April to October, with a peak in September, indicating a multiple-spawning strategy. Artificial culture requires high water quality free from nitrogenous waste and disease control. Fish were fed bloodworms, brine shrimp, and high-protein pellets, with breeding induced by either natural pairing or hormone injection. This study provides the first comprehensive reproductive and captive breeding data for this endangered species, offering essential insights for conservation and serving as a reference for other *Squalidus* species.

Keywords: *Squalidus iijimae*, endemic freshwater fish, reproductive biology, spawning season, captive breeding

目 次



謝 辭.....	i
摘 要.....	ii
Abstract.....	iv
目 次.....	vi
圖 次.....	vii
表 次.....	viii
前 言.....	1
一、飯島氏銀鮡的生態學	1
二、生殖生物對魚類研究的重要性	3
三、淡水魚域外保育	4
四、研究目的	6
材料與方法	8
一、研究地點	8
二、魚類生殖學資料	10
三、飯島氏銀鮡人工繁養殖	15
結 果.....	20
一、飯島氏銀鮡生殖學	20
二、域外人工繁養殖方法	34
討 論.....	38
一、飯島氏銀鮡生殖生物學特點	38
二、域外人工繁養殖方法	47
結論與建議	49
參考文獻	51

圖 次



圖 1：臺中市食水嵙溪雙翠水壩位置.....	9
圖 2：臺中市食水嵙溪雙翠水壩環境.....	9
圖 3：飯島氏銀魮養殖試驗室外飼養環境.....	16
圖 4：飯島氏銀魮養殖試驗室內飼養環境.....	17
圖 5：飯島氏銀魮外觀形質	21
圖 6：繁殖季飯島氏銀魮雌雄魚面部追星差異	21
圖 7：飯島氏銀魮性腺外觀及發育分期.....	22
圖 8：雙翠水壩之飯島氏銀魮採集性別比	23
圖 9：飯島氏銀魮體長體重關係	25
圖 10：飯島氏銀魮肥滿度雙週變化.....	26
圖 11：飯島氏銀魮體軀肥滿度雙週變化	26
圖 12：飯島氏銀魮生殖腺成熟度指數月趨勢	27
圖 13：不同發育階段之飯島氏銀魮卵徑頻度	29
圖 14：飯島氏銀魮雄魚不同發育階段之精囊 H&E 染色切片	30
圖 15：飯島氏銀魮雌魚不同發育階段 H&E 染色切片	31
圖 16：肥滿度與 GSI 變化趨勢比較圖	32
圖 17：肥滿度、GSI 與溫度之相關性熱點圖	33
圖 18：溫度對肥滿度之影響	33
圖 19：溫度對 GSI 之影響.....	34
圖 20：雙翠水壩與後龍溪區域月均溫趨勢	46

表 次

表 1：河床底質粒徑分類表	10
表 2：飯島氏銀鮡人工飼養環境條件	36
表 3：飯島氏銀鮡人工繁殖條件測試項目	37



前言



一、飯島氏銀鮡的生態學

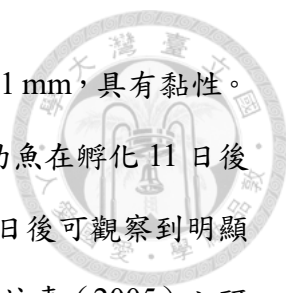
臺灣特有種初級淡水魚飯島氏銀鮡 (*Squalidus ijimae*) 為臺灣現生鯉科 (Cyprinidae) 銀鮡屬 (*Squalidus*) 的小型淡水魚類。在臺灣現存的三種銀鮡屬魚類中，除了本研究物種飯島氏銀鮡外，另有臺灣特有種巴氏銀鮡 (*Squalidus banarensis*) 以及銀鮡 (*Squalidus argentatus*)；其中飯島氏銀鮡及巴氏銀鮡皆為行政院農業部公告之陸域保育類野生動物名錄中的瀕臨絕種淡水魚類 (2023)。本種由大島正滿於 1919 年以新竹市頭前溪的模式標本進行命名及發表 (Oshima, 1919)，其他中文名稱包括飯島氏麻魚、臺灣銀鮡、飯島氏頰鬚鮡 (陳兼善、于名振，1986；陳義雄、方力行，1999；陳義雄、張詠青，2005)。在過去的研究中，認為分布於新竹市頭前溪流域、苗栗縣後龍溪流域以及北部淡水河流域的銀鮡屬魚類皆為飯島氏銀鮡，但經 Chen 與 Chang (2007) 重新分類，將分布於淡水河流域之銀鮡屬界定為「銀鮡」，分布於臺中市烏溪流域的銀鮡屬魚類判定為臺灣特有新種「巴氏銀鮡」，而原先認為廣泛分布的飯島氏銀鮡，則僅分布於剩餘的頭前溪流域及後龍溪流域。值得注意的是近 30 年來，頭前溪流域皆無飯島氏銀鮡的目擊資料 (Chen, 2009)，因此本種分布範圍可說是非常狹隘。學者推測飯島氏銀鮡可能是受到棲地破壞、外來入侵種、非法捕撈、防洪設施阻斷河流等威脅，導致其分布區域減少及族群量下降 (Carlson et al., 2019；Chen, 2009)。而令人意外的是，近年於臺中市食水嵙溪流域中的雙翠水壩發現飯島氏銀鮡的外來族群。依據陳義雄 (2020) 所推估，其原生棲地的沙河溪流域僅剩 418 尾，族群規模極小，作為研究樣本存在諸多限制。因此，本研究在確認兩族群為同一物種的情況下 (中央研究院生物多樣性研究中心，n.d；周銘泰等人，2020；劉奇璋等人，2023)，選擇以臺中市食水嵙溪流域之飯島氏銀鮡外來族群做為實驗對象。



飯島氏銀魮的形態學方面，外觀呈現細長但略微側扁，尾柄較長；體長約介於 5–7 cm，最大體長 10 cm。吻端略尖，口部位於端位，但上頷略較下頷突出，有鬚一對，長度約為眼徑一半；眼大，位於上位。魚體背側呈現淡綠銀色，腹部則呈現灰白色，體側有一亮綠色縱線且帶有金色光澤。魚體鱗片邊緣呈現黑色，構成不規則的黑色網紋，背鰭及尾鰭具有黑色雜斑，如同芝麻一般；這也是飯島氏魮魚此稱呼的由來。飯島氏銀魮之背鰭有 3 根硬棘 (spine) 及 7 根軟條 (ray)，胸鰭有 1 根硬棘及 13 至 14 根軟條，腹鰭有 1 根硬棘及 8 根軟條，臀鰭有 3 根硬棘及 6 根軟條；側線有 34 至 35 片鱗片，背前鱗 11 至 13 片，咽頭齒排列為 5.3–3.5 (Chen, 2009；沈世傑，1993；陳義雄、方力行，1999)。

飯島氏銀魮生態學方面，在棲地的選擇上偏好於河川中下游區域，喜歡於水流較緩 (40 cm/s) 有泥沙顆粒底質，水深約 0.7–3 m，且水質介於弱鹼性 (pH 7.8–8.5)、溶氧高 ($DO > 75\%$) 的區域活動 (Chen, 2009；陳義雄、張詠青，2005)。曾有目擊資料顯示在後龍溪支流及雙翠水壩等區域，於 2.6–3.0 m 水深處調查到大量且穩定的飯島氏銀魮族群 (劉奇璋、廖德裕，2023；劉奇璋等人，2023)。食性方面，目前並無完整研究提出確切證明，僅提及飯島氏銀魮會於底層砂質中翻找水生昆蟲、軟體動物、藻類、有機碎屑及小蝦等為食 (周銘泰等人，2020)。在目前已知的分布區域中，地景與土地利用形式多元，但多為人工設施環境，如農田、水圳、橋梁及人造溝渠等 (劉奇璋、廖德裕，2023)。

飯島氏銀魮由於原生族群數量極少，被列為極度瀕危野生動物，但和同樣受到生存威脅的櫻花鉤吻鮭 (*Oncorhynchus masou formosanus*) 相比，飯島氏銀魮的相關研究和文獻相當缺乏 (Chen, 2009；賴弘智等人，2009)。Chen (2009) 提及飯島氏銀魮之保育情況、外觀特徵、分布及數量的現況、受到的威脅以及應採取的保育措施等。賴弘智等人 (2009) 則透過人工繁殖方式觀察後龍溪飯島氏銀魮族群樣本的早期生活史，研究顯示該魚種傾向將卵產於水生植物的沉水部分，而掉落至底部



的卵粒較易發霉，孵化率較低。研究指出，其魚卵平均直徑為 1.11 mm，具有黏性。剛孵化之魚苗全長約為 3.4 mm，至孵化後 5 天開始攝取食物。幼魚在孵化 11 日後背鰭發育完成，15 日臀鰭發育完成，23 日腹鰭發育完成，至 31 日後可觀察到明顯的鱗片，其外觀已接近成魚形態。Chen (2009) 引用陳義雄與張詠青 (2005) 之研究，指出飯島氏銀魮在夏季 (5 月至 7 月) 因繁殖需求會向上游遷徙 (ascending reproductive migration)，並在 5 月至 8 月期間偏好將卵產於硬底質 (hard substrate) 上，以提升繁殖成功率。綜合以上兩篇研究，可以發現對於飯島氏銀魮生殖生物學的著墨較少，例如飯島氏銀魮之生殖週期、生殖模式、孕卵數、肥滿度變化週期等數據皆未提及，並無直接數據資料證明飯島氏銀魮的確切繁殖季節月份，且有關這三篇文獻對於生殖行為和產卵介質的闡述上也有出入。然而，對於淡水魚類保育與經營管理而言，生殖生物學的資料至關重要 (Fontoura et al., 2018; Kurobe et al., 2022; Ramírez-García et al., 2021)。因此，本研究將著眼於建立飯島氏銀魮之生殖生物學資料，以利後續保育策略的規劃以及執行，避免造成錯誤的決策，傷害處境維艱的飯島氏銀魮族群。

二、生殖生物對魚類研究的重要性

魚類的生殖生物學研究對於水域生態保護和水產養殖產業相當重要，在長時間尺度下，生殖生物學資料對淡水魚類野外族群的維持和消長也至關重要 (Fontoura et al., 2018; Ramírez-García et al., 2021)。淡水魚生殖生物學研究中，自二十世紀起就有相當完整的研究方法，直至今日仍是被廣泛使用的技術。其中，取得體長體重關係 (length-weight relationship)、性別比、生殖週期 (reproductive cycle)、肥滿度指數 (condition factor)、生殖腺成熟度指數 (gonadosomatic index) 為主要分析的方式及資料 (Schaan et al., 2009; Zohar, 2021)。體長體重關係是魚類學中重要的指標，能夠顯示出魚隻的生長模型及用於估算生物量 (Yin et al., 2022)。肥滿

度指數在魚類學中用於評估魚類和其他水生生物的生存條件狀況和營養獲取狀況，能反映個體或群體的營養狀態和整體體況，並常對管理和保育策略產生影響（Mozsár et al., 2015）。生殖腺成熟度指數（gonadosomatic index）亦是魚類生殖生物學中的重要指標，表示生殖腺重量與總體重的比值，可作為生殖健康和成熟度的指標，能反映季節性變化及不同魚類物種的產卵活動（Flores et al., 2019）。

三、淡水魚域外保育

近年來，由於人口大幅增加，人類對於糧食和自然資源的需求大幅增加、土地利用範圍和方式亦隨之變化，更多的土地被開發為居住地或農地，這些行為都對自然環境造成了負面衝擊（Ganivet, 2020；Pimentel et al., 1997；Preston, 1996）。淡水環境中的河川和湖泊，也正面臨這些問題。為了居住安全所建設的防洪設施（攔沙壩、固床工等）和為了增加電力儲備所建設的水壩，降低河川縱向連結性，阻擋淡水魚類的遷移行為，增加次級淡水魚洄游難度，使其繁殖不易而降低族群數量（Barbarossa et al., 2020；Cooper et al., 2017；Cooper et al., 2016）。由於高強度水泥建構物出現於河道中，河川底質沖刷堆積狀況亦隨之改變，部分魚類所偏好的棲地，例如潭區、瀨區減少（Cooper et al., 2017；Liew et al., 2016）。人類生活用水所排放出的汙染物直接造成水生動植物死亡（Albert et al., 2021；Williams et al., 2016）。經濟活動的過度捕撈行為（Arthington et al., 2016）。養殖環境逃逸出的外來經濟魚種，或是民眾有意帶入之外來物種（Gallardo et al., 2016）。以上都是目前淡水環境中常見的人為干擾。其中，棲地破碎化及破壞和外來種入侵是現今許多動植物和生物多樣性所面臨的主要威脅之一（Parasiewicz et al., 2023），這往往造成族群量下降，使之面臨滅絕的風險，在淡水水域中的魚類也不例外。在發現到部分魚種受到威脅後，常見的保育作為除了讓原生棲地恢復原貌，對於受威脅程度極高的魚種，也經常採取域外保育（ex situ conservation）的方式進行保育，以避免其滅絕（Manubens et



al., 2020)。域外保育的主要形式包括人工飼養與繁殖、種子庫與基因庫、動植物園，以及人工棲地與保護區。人工繁殖與飼養指在水族館、動物園或研究機構內飼養與繁殖瀕危物種，例如櫻花鉤吻鮭之保育繁殖計畫。種子庫與基因庫則負責保存植物種子、動物精卵或基因樣本，以便未來進行復育或科學研究。植物園與動物園提供受威脅植物與動物安全的生存與繁殖環境，並進行科學研究與教育推廣，而人工棲地與保護區則透過人為控制的方式模擬原生棲地，如濕地保護區或淡水魚類保育中心。因此，域外保育在物種面臨滅絕威脅時，能提供安全的繁殖與復育環境，並作為生態復育計畫的基礎，使個體最終能夠回歸自然。此外，域外保育有助於保存基因多樣性，降低族群近親繁殖的風險，同時提供科學研究與環境教育的機會。進行淡水魚域外保育的過程中，有許多具有挑戰性的部分，例如水質的控管，營養的提供，疾病的預防，以及如何讓目標魚種能夠在與自然環境不同的人工場域下產生出自然繁殖的行為，增加族群的數量。

水質環境的控制主要為預防有毒性的有機代謝物——氨、亞硝酸的累積，這兩種代謝物質對於魚類是極具毒性的存在，極低的濃度下便能使魚類死亡（Person-Le Ruyet & Boeuf, 1998；Stormer et al., 1996；van Rijn, 2013；Voslárová et al., 2008；Zhu & Chen, 1999），即便是反應最後的低毒性含氮代謝物產物——硝酸，仍然能夠對魚隻造成傷害（Monsees et al., 2017）。因此，建立一套完善的硝化系統對於域外人工養殖瀕危魚類非常重要（Hayatsu et al., 2008），因為硝化系統能夠將這些有毒的含氮代謝物轉換成低毒性的形式，降低魚類的死亡風險。除此之外，餌料的選擇也深刻地影響到魚隻的健康程度，自原生棲地採集的魚隻原本有高度的食物選擇性，但因被移動至人工建立的養殖系統中，整體的物種多樣性大幅降低，能夠攝取的食物種類也相對減少，所以補充赤蟲等適口性佳又富含營養的餌料，對於目標魚種的生存和繁殖能力有很大的幫助（Manubens et al., 2020；Peláez Rodríguez et al., 2021；Radhakrishnan et al., 2020；Zak et al., 2022）。



依據賴弘智等人(2009)所述，該研究利用透明玻璃缸飼養繁殖試驗所使用之後龍溪流域原生族群飯島氏銀魮種魚，並經過 2 至 3 個月穩定飼養後，將種魚注射催產激素後，置入產卵環境中，以利催產實驗進行，並觀察幼魚發育狀況。唯賴弘智等人並未詳細說明前期穩定飼養飯島氏銀魮種魚之環境條件及流程，因此本研究欲測試飯島氏銀魮域外保育人工養殖環境下之最佳飼養條件，並嘗試是否能夠使用有別於賴弘智等人工催產的方式，使飯島氏銀魮自然產出子代，以利後續飯島氏銀魮保育行動的進行。

四、研究目的

僅分布於單一水域的飯島氏銀魮目前受到極大生存壓力，不僅需要面對外來種入侵的威脅，近年來還遇到許多開發工程所造成的棲地破壞問題(許智勛, 2024)，是亟需被建立生態學、生殖學以及人工介入保育的物種(Chen, 2009)。由於此種魚類的目擊資料及基本資料研究相當稀少，相關資訊極為匱乏，生殖生物學資料都尚未被專家學者所建立，未有系統性的研究資料可供參考。因此本研究以此為目標，擬從以下兩個面向進行。

(一) 生殖生物學

本研究想知道首先將針對飯島氏銀魮進行全年性的生殖生物學調查，以瞭解其生殖週期與繁殖潛力，建構其基本生殖資料，具體目的如下：

1. 建立飯島氏銀魮之性別判別方式；
2. 探討其體長體重關係，以及肥滿度指數與生殖腺成熟度指數月變化趨勢；
3. 分析其生殖期及生殖高峰期的時間；
4. 確認其生殖方式為單次生殖型或多次生殖型；

5. 建立其卵徑頻度分布與孕、窩卵數資料，判斷其卵巢成熟形式為同步型或分批型。



(二) 人工繁養殖

基於前述生殖生物學基礎，本研究亦進一步嘗試建立飯島氏銀魷之人工飼養流程，具體目的如下：

1. 評估飯島氏銀魷於人工環境下的飼養穩定性和可行性；
2. 探討適合其人工飼養的環境條件；
3. 建立可促進其自然配對、繁殖的操作流程；
4. 評估其是否能於人工環境中穩定產出子代，以做為復育策略參考。

材料與方法



一、研究地點

本研究採集飯島氏銀鮡樣本的區域位於臺中市新社區食水料溪水域中的雙翠水壩(24.2403°N, 120.7952°E)(圖1),此流域為臺灣副細鯽(*Pararasbora moltrechti*)之重要棲地。水壩四周為混凝土堤防,底質類型以粒徑<0.2 cm之一號底質(底質石分類如表1)為主,周圍可見人工種植之景觀性喬、灌木,亦有許多外來種植物,如水芙蓉(*Pistia stratiotes*)、布袋蓮(*Pontederia crassipes*)、銀合歡(*Leucaena leucocephala*)等。因本地區缺乏系統性魚類組成調查,依據本研究團隊自行釣獲及目視觀察之原生魚種包含羅漢魚(*Pseudorasbora parva*)、臺灣副細鯽、鯽魚(*Carassius auratus auratus*)、臺灣白甲魚(*Onychostoma barbatulum*)、極樂吻蝦虎(*Rhinogobius similis*)、臺灣鬚鰱(*Candidia barbata*)、粗首馬口鰱(*Opsariichthys pachycephalus*)、臺灣石鱸(*Acrossocheilus paradoxus*)、鯉魚(*Cyprinus carpio*)等9種,外來種魚類包括口孵非鯽屬(*Oreochromis*)、大口鱸(*Micropterus salmoides*)、花身副麗魚(*Parachromis managuensis*)、橘色雙冠麗魚(*Amphilophus citrinellus*)、食蚊魚(*Gambusia affinis*)以及本研究利用的跨域入侵物種—飯島氏銀鮡等6種。

Dajia River Basin Map

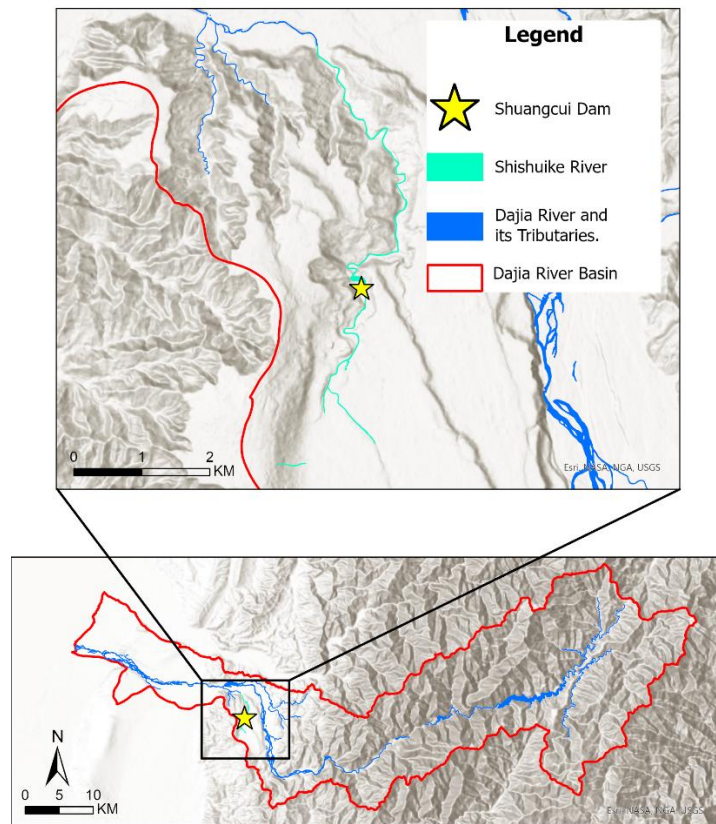


圖 1：臺中市食水嵙溪雙翠水壩位置



圖 2：臺中市食水嵙溪雙翠水壩環境。

表 1：河床底質粒徑分類表

編號	底質等級	底質粒徑範圍 (單位：公分)
1	細沈積砂土、有機質碎屑、黏土、泥、砂	< 0.2
2	小礫石 (礫石)	0.2–1.6
3	大礫石 (卵石)	1.6–6.4
4	圓石	6.4–25.6
5	小巨石 (小漂石)	25.6–51.2
6	大巨石 (大漂石)	> 51.2

(水利署，2004)

二、魚類生殖學資料

本研究藉由觀察雙翠水壩之飯島氏銀魮族群樣本，了解其外觀形質，並利用解剖方式，取得其全重、不含尾部之體長、性腺重、性腺樣本等基本生殖學資料，再經過染色切片及數據分析，取得飯島氏銀魮之肥滿度、生殖腺成熟度指數、孕卵數等重要生殖學指標，並推測其生殖週期。以下針對各生殖學資料取得方式做詳細說明。

(一) 魚隻採集

自 2023 年 3 月起至 2024 年 5 月止，每兩週 (14 日) 以垂釣法採集 1 次，每次採集 15 隻飯島氏銀魮個體，共採集 480 隻飯島氏銀魮樣本。垂釣時採用無倒鉤之小型魚鉤，以避免樣本受到不必要之傷害。以蚯蚓、蒼蠅幼蟲、萬能餌加南極蝦粉等作為釣餌，其中以萬能餌加南極蝦粉就餌效果最佳。採集之飯島氏銀魮樣本，以 5 L 活魚桶或大型封口塑膠袋裝載，並搭配使用打氣系統，維持溶氧量，避免缺氧及氨中毒情況發生，於 4 小時內運送至國立臺灣大學供解剖使用。



(二) 生殖學資料取得

1. 體重、體長關係

本研究以解剖方式取得魚體長（不含尾鰭之長度）及體重（擦拭體表水分之全魚體重量）作為基礎數據（Önsoy et al., 2011），利用非線性迴歸方式取得飯島氏銀魷體長體重關係方程式 $W = a \times L^b$ 之 a 、 b 值。

2. 生殖學數據

基礎生殖學數據的獲得是魚類研究的重要工作，基礎魚類生殖學數據包含樣本魚群的性比、生殖腺的成熟情形（Phillip, 1993）、最小成熟體長（Payne, 1975）、肥滿度（condition factor, CF）、體軀肥滿度（somatic condition factor）（Silva et al., 2013）、生殖腺成熟度指數（gonadosomatic index, GSI）（Flores et al., 2019；Koca, 2002；Wang et al., 1995；胡哲瑋，2011；劉奇璋，1996；謝昀諭，2014）、卵和精子發育的階段情形、生殖類型以及雌魚總孕卵數（fecundity）估計等，其中肥滿度是體長和體重的相對關係指數，生殖腺成熟度指數是生殖腺重相對體重的比例，為性成熟度的一個指標，肥滿度和生殖腺指數資料可以透過年間時間別變化來了解其生殖週期和生殖高峰。以下為生殖學數據之計算方式及公式：

(1) 肥滿度（condition factor, CF）：

$$CF = \frac{RW}{L^3} \times 100$$

CF 為肥滿度；

RW 為體全重（round weight）（g）；

L 為體長（cm）。



(2) 體軀肥滿度 (somatic condition factor, SCF)

$$SCF = \frac{RW - GW}{L^3} \times 100$$

SCF 為體軀肥滿度；

RW 為體全重 (g)；

GW 為性腺重 (g)；

L 為魚體長 (cm)。

(3) 生殖腺成熟度指數 (gonadosomatic index, GSI)：

$$GSI = \frac{GW}{RW} \times 100$$

GSI 為生殖腺成熟度指數；

GW 為生殖腺重 (g)；

RW 為體全重 (g)。

利用雙翠水壩之飯島氏銀魷樣本，以 250 ppm 的三卡因甲磺酸鹽 (Tricaine methanesulfonate, MS-222) (熊文俊，1999；劉奇璋，1996) 魚類麻醉劑進行麻醉並犧牲。測量樣本前，以紙巾擦拭體表水分，以減少重量誤差。觀察記錄魚隻外觀特徵。利用準確度 0.01 mm 電子標尺測量體長、全長，準確度 0.001 g 電子天秤測量全體重與生殖腺重。觀察已解剖的飯島氏銀魷性腺特徵，判斷其性別，與魚體外觀特徵比對，確認性別判斷方式。同時依據性腺發育成熟情況，將其分為未成熟期、發育期、成熟期與休止期等四階段 (Aguilar-Santana et al., 2024；Al Mahmud et al., 2016；Harikumar et al., 1994；Nishimura & Tanaka, 2014；Phillip, 1993)。將解剖後魚隻以 95%酒精 (ethanol) 浸泡冷凍保存，取出之性腺標本存放於 10%福馬林 (formaldehyde) 中，編號列檔並冷藏保存。



3. 生殖腺發育分期及孕卵數估計

隨著魚類發育的成熟度，卵巢及精囊會表現出不同的大小、飽滿度、顏色以及血管分布，本研究利用 Harikumar 等人 (1994)、Isaac (1988) 以及 Phillip (1993) 針對魚類發育分期的定義進行分期 (Ganias et al., 2015)。

依據飯島氏銀魷雌魚卵巢外觀和卵粒發育情形，將發育狀況分為 4 個階段：

- (1) 未成熟期 (virgin)：卵巢外觀小且乾癟，呈現灰色、半透明，裸視無法發現明顯卵粒。切片可見初級卵母細胞緊密排列。
- (2) 發育期 (maturing)：卵巢外觀明顯較未成熟期膨大，裸視可見卵粒，顏色呈現米色及淡黃色且透明度降低。卵黃及血管開始形成。切片可見卵母細胞增大。
- (3) 成熟期 (ripen)：卵巢體積明顯膨大肥厚，充滿腹腔，卵粒出現水合現象，呈現透明橘黃色。
- (4) 休止期 (spent)：卵巢呈現鬆弛扁長狀，大部分卵粒已排出或萎縮，剩餘未排出的卵粒呈現橘黃且透明度高。

依據飯島氏銀魷雄魚精囊外觀，將發育狀況分為 4 個階段：

- (1) 未成熟期 (immature)：精囊體積小且薄，灰色而透明，呈線狀黏貼於腹腔，不易分辨雌雄。
- (2) 發育期 (maturing)：精囊較前期膨大腫脹，灰白色，透明度降低且表面光滑，尚無法擠出精液。
- (3) 成熟期 (mature)：精囊飽滿，純白色或乳白色，出現血管則略帶粉紅色，輕壓腹部可使精液流出。
- (4) 排精後期 (spent)：精囊萎縮，鬆弛，帶有出血痕跡。

飯島氏銀魷為相關資料極為缺乏的物種，尚未了解其最小成熟體長，無法依照前人研究將未成熟期和休眠期 (resting) 明確區分，因此依照實際卵巢情況進行分

期調整。

依據 Hunter 等人 (1992) 對孕卵數 (或稱繁殖力, fecundity) 之敘述, 將孕卵數定義為以下幾種: (1) 年孕卵數 (annual fecundity): 單一個體每年所產下的卵數; (2) 總孕卵數 (total fecundity) 為卵巢內所有已發育卵黃之卵細胞總數, 即該魚體內現存含卵黃卵數量; (3) 潛在年孕卵數 (potential annual fecundity): 在未考慮卵母細胞萎縮 (atresia) 的情況下, 一年內能成熟之卵黃卵細胞總數; (4) 確定性繁殖力 (determinate fecundity): 於繁殖季前, 潛在年孕卵數即固定不變化, 不再增加卵母細胞數量; (5) 不確定性繁殖力 (indeterminate fecundity): 繁殖季中, 持續有卵黃化卵母細胞成熟並產出; (6) 單次產卵孕卵數 (batch fecundity): 每次產卵行為所能產出的水合卵數; (7) 相對孕卵數 (relative fecundity): 雌魚單位體重之孕卵數, 即孕卵數與體重之比值。本研究參考前人有關孕卵數之結果 (許嘉恩, 1991; 胡哲瑋, 2011; 劉祐瑜, 2018; Harikumar et al., 1994; J. R. Hunter & Macewicz, 1980; J. R. Hunter et al., 1992; Phillip, 1993), 分別取得飯島氏銀鮫之潛在年孕卵數以及總孕卵數。本研究取不同發育階段之雌性飯島氏銀鮫卵巢標本, 以 10% 福馬林浸泡固定 (fix) 卵細胞, 避免卵膜降解 (degrade) 而破裂 (Miki et al., 2018), 並利用解剖顯微鏡測量魚卵直徑, 以及計算卵數。潛在年孕卵數部分, 計算卵巢內約 1/2 比例不分大小之所有卵細胞和水合卵數量, 再以其重量占總性腺重量比例進行估算, 回推完整性腺之潛在年孕卵數; 總孕卵數部分, 計算卵巢內約 1/2 比例之卵黃發育卵數量, 再以其重量占總性腺重量比例進行估算, 回推完整性腺之總孕卵數。

(三) 性腺組織染色切片

取不同發育階段之性腺標本, 送至臺大醫學院實驗動物中心, 委託該單位進行飯島氏銀鮫性腺石蠟包埋蘇木精-伊紅染色 (hematoxylin and eosin stain, H&E) 切片, 以觀察性腺內部發育情形。



(四) 統計分析

本研究之統計分析皆以 R (4.4.3) 軟體與 Excel 軟體進行。上述所得之數據處理前皆先排除遺漏值與異常值，以確保統計推論的準確性。各測量變項先進行描述性統計分析，取得每次採樣之平均值 (mean) 與標準差 (standard deviation, SD) 並繪製折線圖以觀察其趨勢變化。本研究以非線性迴歸分析探討飯島氏銀魴體長體重關係，將肥滿度與 GSI 進行標準化後比較期趨勢變化，以簡單線性迴歸分析探討溫度對肥滿度以及 GSI 之影響，並以皮爾森相關性分析 (Pearson correlation analysis) 取得三者間的相關性係數。

三、飯島氏銀魴人工繁養殖

(一) 魚隻採集

自 2023 年 3 月起，分數次共採集 150 隻飯島氏銀魴種魚樣本，採集方式採用垂釣法，使用無倒鉤之秋田狐小型魚鉤，以蚯蚓、蒼蠅幼蟲、萬能餌加南極蝦粉等作為釣餌。採獲的樣本魚隻以 5 L 活魚桶或大型封口塑膠袋裝袋，並搭配使用打氣系統，維持溶氧量，在 4 小時內運送至國立臺灣大學，並以 250 L 玻璃纖維桶短期飼養，進行隔離檢疫。檢疫缸備有上部式過濾系統，減少魚隻因有機代謝物毒素影響，並依照檢疫缸水量加入精鹽，使缸內水體鹽度約為 0.2%，以減緩魚隻體力消耗和病原孳生 (Selosse & Rowland, 1990; Yıldız, 2024)。於國立臺灣大學檢疫飼養約 2 週後，再以裝備打氣系統的活魚桶運送至臺北市立動物園穿山甲館水族區 (圖 3)，或留置於國立臺灣大學進行飯島氏銀魴域外人工繁養殖試驗 (圖 4)。



圖 3：飯島氏銀魷養殖試驗室外飼養環境。位於動物園熱帶雨林區穿山甲館與國立臺灣大學之室外大型飯島氏銀魷飼養缸。此環境包括大礫石底沙、上部式活水過濾系統、水生植物。



圖 4：飯島氏銀魷養殖試驗室內飼養環境。位於國立臺灣大學之室內飼養環境，為三層是循環系統玻璃缸。上層為 3 座獨立之 2 呎飼養空間，中層為大型 4 呎飼養空間，各缸內皆包含環境布置物，如水草、石塊等。下層為活水過濾系統，包含物理過濾之白棉以及可消除含氮代謝物之生物物過濾用生化綿、生化球，穩定溫度用的加熱、冷卻系統，以及供水之馬達。

（二）人工養殖方法建立

養殖環境採用 2 呎（60 cm × 30 cm × 45 cm）魚缸、4 呎（122 cm × 60 cm × 60 cm）魚缸和 400 L 玻璃纖維桶等，飼養密度視魚缸大小調整，約 15 至 25 隻不等。魚缸配備有上部式過濾器，搭配 1200 L/hr 沉水馬達，過濾器內含有白棉、生化棉、生化球等物理性及生物性過濾材料，以利硝化菌生長，增強硝化系統，降



低有機代謝物毒性的累積。魚缸內布置有大磯砂、石塊、水蘊草 (*Egeria densa*)、金魚藻 (*Ceratophyllum demersum*) 等布置物，提供飯島氏銀魴躲藏。水溫控制在 26–28°C；光照採用水族 LED 燈，每日光照時間自上午 9 點至下午 5 點，共約 8 小時。每週監測水體 pH 值、溶氧、氧化還原電位及導電度，以了解水質狀況。每週換水 2 次，間隔 3 至 4 天，每次換水抽取 1/3 缸內水量，同時以底沙清理器清洗底部有機碎屑，並緩慢加入已曝氣之自來水，換水過程需避免水溫震盪。

餵食方式，因飯島氏銀魴體重約為 5 g，依據其體重 3% 作為餵食基準，每日至少餵食 0.15 g。餌料採多元式餌料，包括市售觀賞魚中小口徑飼料、觀賞魚薄片飼料、冷凍赤蟲 (*Chironomidae* 科幼蟲)、冷凍豐年蝦 (*Artemia* 屬) 等。餵食時間為每日早上十點及下午四點。若餵食後缸內殘餌過多，抽取殘餌，並調整後續餵食量，以避免水質敗壞。除每日固定餵食多元餌料，每週額外添加觀賞魚粉狀維生素，與餌料預拌後餵食，避免人工環境下飯島氏銀魴營養缺乏。

(三) 魚病處理

若不幸於人工飼養期間發現飯島氏銀魴出現魚類病症，依照其症狀判斷可能病因，並進行魚缸維護。抽取缸內 1/2 總水量，並加入除氯自來水，以降低病原數量。換水後，依照魚隻狀況，加入市售抗有害菌、寄生蟲、微生物藥劑 (Aquarium Munster Medimor)，減少餵食量，待其恢復。若出現魚隻死亡狀況，盡速移除，並記錄時間、外觀、病癥後，冷凍保存。

(四) 人工繁殖方法建立

已人工飼養約兩個月的飯島氏銀魴，若外觀體態達到肥滿，可進行人工繁殖試驗。選取健康無病癥的飯島氏銀魴做為種魚，集中至獨立魚缸中，此缸設備及循環系統仿造日常飼養魚缸，再額外添加根系發達之浮水性植物，如：大萍 (*Pistia stratiotes*)、布袋蓮 (*Pontederia crassipes*) 等，以及浮水性人造產卵器，如：紗網



片、菜瓜布及漂浮木等。

布置完產卵環境的種魚魚缸（後簡稱生產缸），進行以下條件調整。（一）調整光照週期，將每日光照時間配合夏季日照時間，逐步增加，增長至每日 14 hr。（二）生產缸水流減緩，減至 800 L/hr。（三）調整生產缸溫度，使生產缸溫度提升至 29°C，或是降低至 24°C。（四）調整生產缸水體高度，降低種魚與浮水性水草及人工產卵器距離。（五）增加換水水體量，自 1/3 換水量提升至 1/2 換水量，並增加換水頻率至每 2 天一次。（六）降低種魚密度，以減少種魚有配對意願時，遭受其他種魚干擾。（七）增加生產缸隱蔽性，及減少人員騷擾程度，以避免驚擾種魚配對及生產行為。

另外，利用人工注射激素方式進行飯島氏銀魷催產試驗（Mousa, 2010；賴弘智等人, 2009）。藉由注射促性腺激素釋放激素類似物（Luteinising-hormone releasing hormone agonist, LHRH-A）增加飯島氏銀魷配對及生產機會。選取體態肥滿及腹部明顯凸出之雌雄魚，於是日 8 時以 40 ppm MS-222 進行麻醉，使其降低活動力，並利用 27G 小型針頭注射 0.2 µg/g 濃度之 LHRH-A，注射總體積控制在 0.05 ml 內，注射後放回原生產缸，待其恢復；14 時進行第二次注射，方法如同第一次注射。第二劑注射後，等待 6 至 7 小時，觀察種魚配對及生產行為，過程中人員遠離魚缸以避免干擾種魚。

結 果



一、飯島氏銀魷生殖學

(一) 飯島氏銀魷形質

自 2023 年 3 月開始採集至 2024 年 5 月下旬，共採集 480 隻樣本，雄 331 隻，雌 140 隻，無法分辨性別 9 隻。全部樣本中體長介於 48.71–79.89 mm，全長介於 56.28–95.38 mm，最大體長為雌魚個體。全部樣本中體重介於 1.878–8.231 g，最大體重為雌魚個體（同最大體長個體）。

(二) 飯島氏銀魷性別判斷標準

從體型及外觀來看，飯島氏銀魷雄魚較接近紡錘型（圖 5a），雌魚則較纖長（圖 5b），其餘並無明顯差異，惟生殖腺發育且接近生殖高峰期（4 至 10 月）時，可於雄魚頭部、吻部及鰓蓋上發現細小刺狀凸起的白色追星（nuptial tubercle）（圖 6a），其餘月份則無法觀察到表現出追星的個體；雌魚無追星（圖 6b），但於繁殖高峰期，腹部會較未發育時期更加渾圓突出，於洩殖孔至尾柄處有明顯高度落差（圖 5b）。可依生殖腺（圖 7）判斷性別最小體長為，雄魚：48.71 mm，雌魚：53.77 mm。本研究原先欲得到之最小成熟體長，因所採集到之個體除臟器腐壞外，皆可見性腺發育，因此無從得知最小成熟體長，僅知道大於 48 mm 的個體皆已具生殖能力。

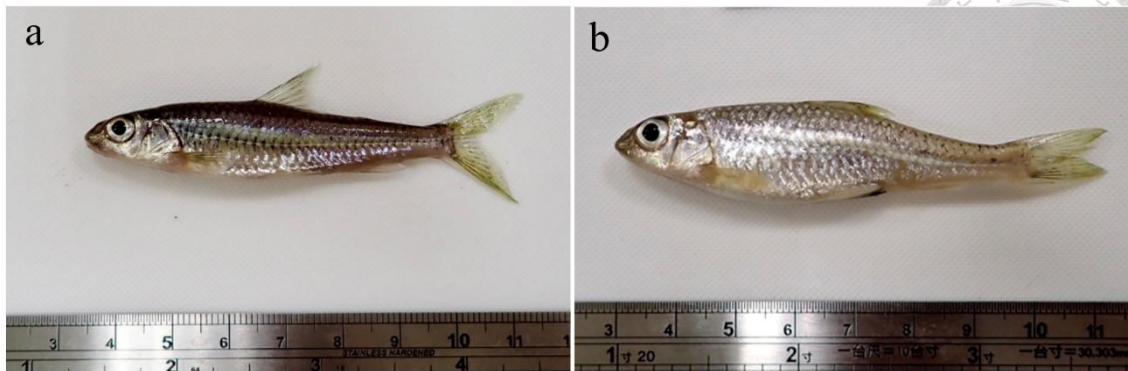


圖 5：飯島氏銀魮外觀形質。(a) 飯島氏銀魮雄魚外觀，全年皆呈現紡錘型，軀幹較粗壯；(b) 生殖季時之飯島氏銀魮雌魚外觀，可見腹部明顯膨大。

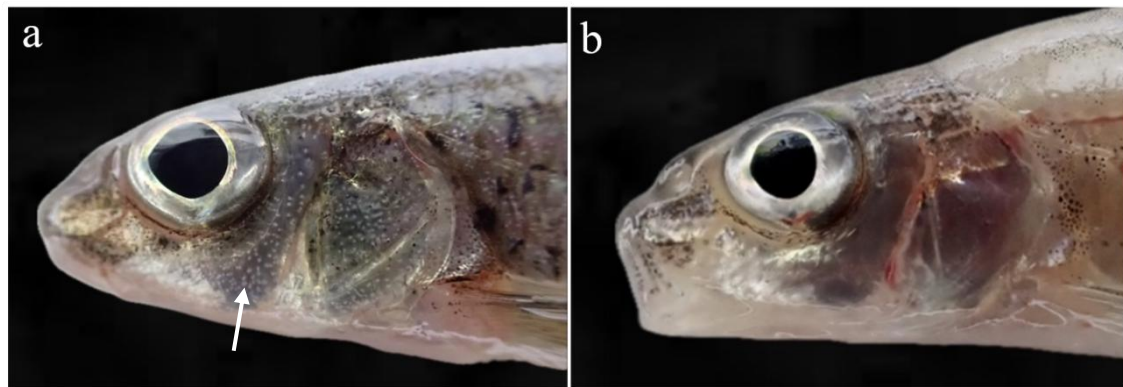


圖 6：繁殖季飯島氏銀魮雌雄魚面部追星差異。(a) 飯島氏銀魮雄魚面部及鰓蓋上可見白色角質化，第二性徵追星。箭頭處即為追星；(b) 生殖季之飯島氏銀魮雌魚面部並無追星表現。

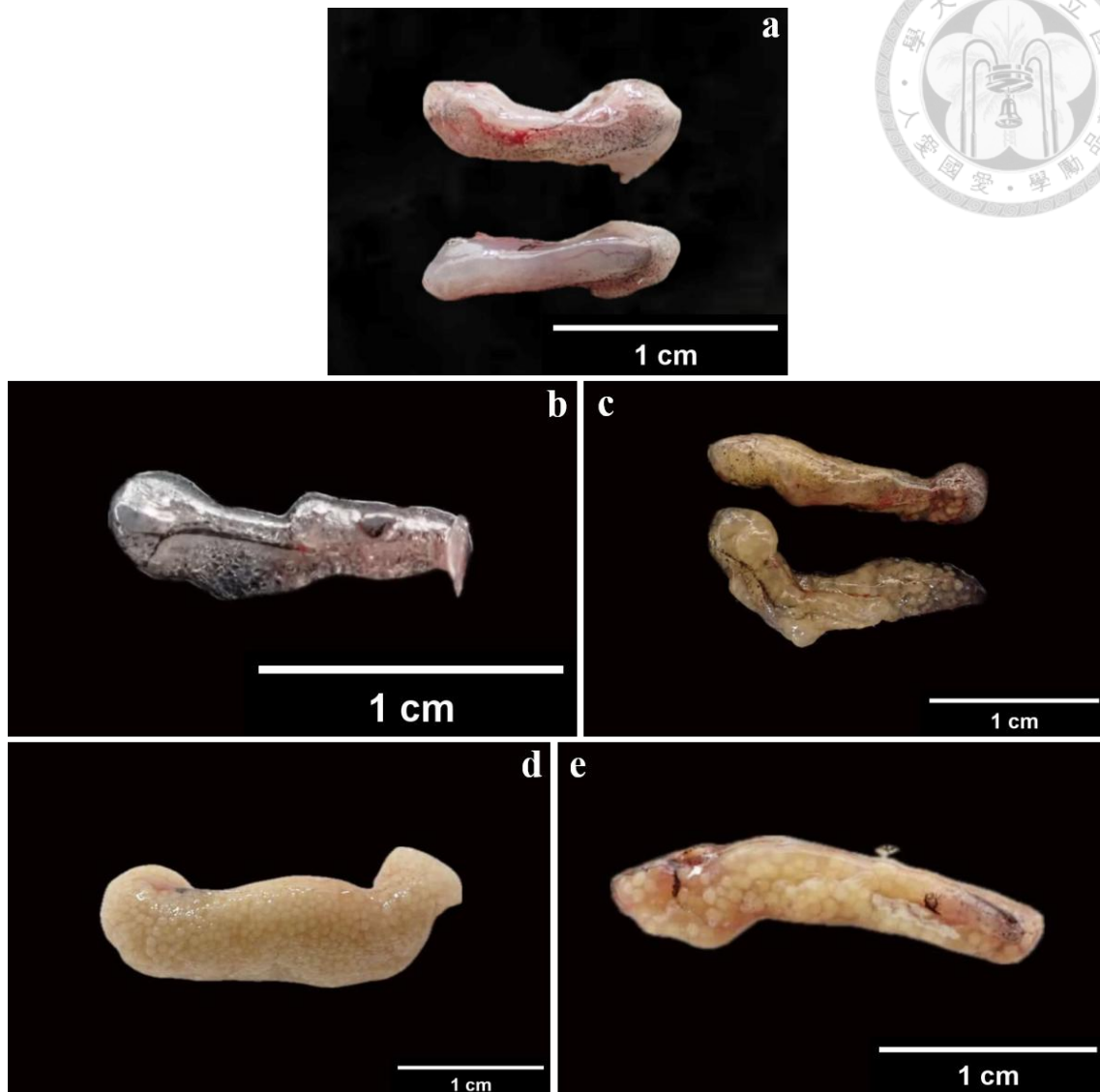


圖 7：飯島氏銀鮫性腺外觀及發育分期。(a) 飯島氏銀鮫雄魚成熟精囊，外觀呈灰白色，帶有黑色雜點；(b) 雌魚未成熟期卵巢，外觀呈透明、灰色，可見濾泡，無明顯卵粒；(c) 雌魚發育期卵巢，外觀呈黃色，僅有部分卵細胞發育卵黃，排列鬆散；(d) 雌魚成熟期卵巢，外觀飽滿渾圓呈橘黃色，卵黃成熟卵細胞充滿卵巢且排列整齊；(e) 雌魚休止期卵巢，外觀鬆弛，顏色呈橘黃且帶有血絲，少數卵黃卵散布其中。

(三) 飯島氏銀鮫性別比

藉由垂釣法採集到的飯島氏銀鮫，其性別比例趨勢，於 2023 年 3 月至 7 月底都有相當平均的雌雄魚比例。8 月上旬開始，性別比趨勢以雄魚較高，至 9 月下旬

的 4 次採集都僅採集到 1 尾飯島氏銀鮫雌魚，因此自 2023 年 10 月起，以外觀初步判斷採集到魚隻的性別，並盡量選取較為平均之雌雄魚比例，故自 2023 年 10 月起，為經過篩選之性別比例，非隨機採樣所得到之性別比（圖 8）。在未篩選的期間內（2023 年 3 月下旬至 2023 年 7 月下旬），性別比（雄比雌）為 98:49，即 2:1。

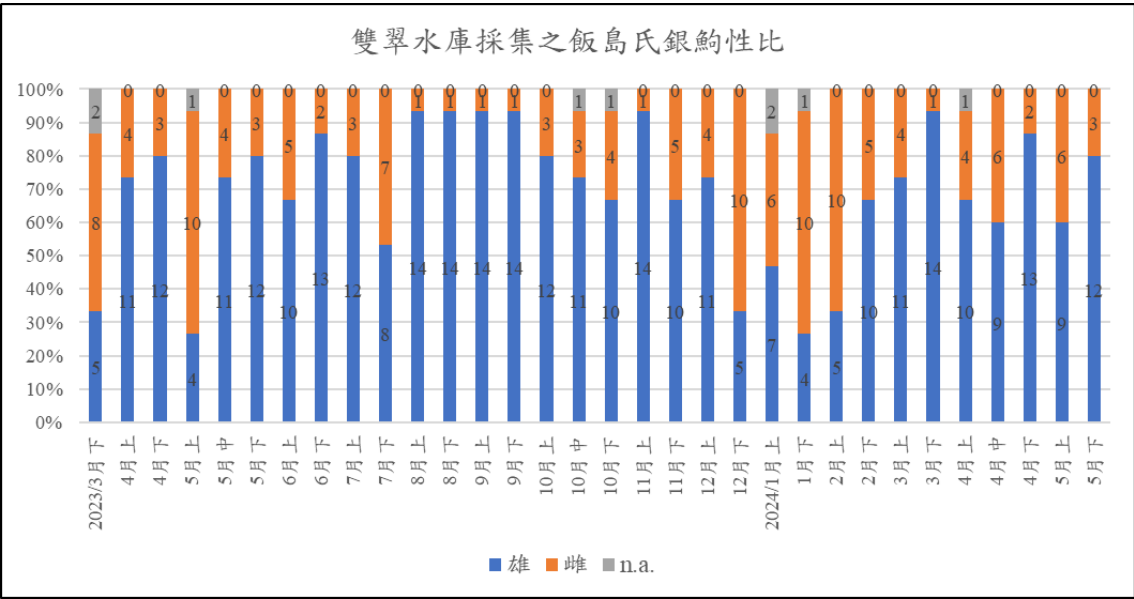


圖 8：雙翠水壩之飯島氏銀鮫採集性別比。每次採集總數 15 隻個體，藍色區域為雄魚採集比例，橘色區域為雌魚採集比例，灰色區域為無法分辨性別（臟器腐敗或毀損）個體採集比例。

(四) 飯島氏銀魴體長體重關係及肥滿度指數

共計解剖 480 尾飯島氏銀魴之形質數據，可以得到位於雙翠水壩之飯島氏銀魴體長、體重關係。利用體長體重數據進行非線性迴歸，可得雄魚之體長體重關係非線性迴歸方程式： $W = 0.000006 \times L^{3.2391}$ ， $R^2 = 0.9038$ （圖 9a）；雌魚之非線性迴歸方程式： $W = 0.00002 \times L^{2.9254}$ ， $R^2 = 0.9225$ （圖 9b）。利用肥滿度計算公式可得到魚隻肥滿度指數，數據顯示，雄魚之肥滿度指數介於 0.802–1.035 之間，雌魚則介於 0.819–1.144 之間。雄雌魚肥滿度月別趨勢相近，於 2023 年 8 月至 9 月有肥滿度之高峰，自 11 月起肥滿度開始下降，直至 2024 年 2 月下旬開始回升（圖 10）。利用體軀肥滿度計算公式可得到魚隻不含性腺重之體軀肥滿度指數，數據顯示，雄魚之體軀肥滿度介於 1.195–2.627 之間，雌魚則介於 1.259–1.786 之間。雄雌魚體軀肥滿度月別趨勢相近，上下起伏大，雌魚多數時間皆低於雄魚（圖 11）。

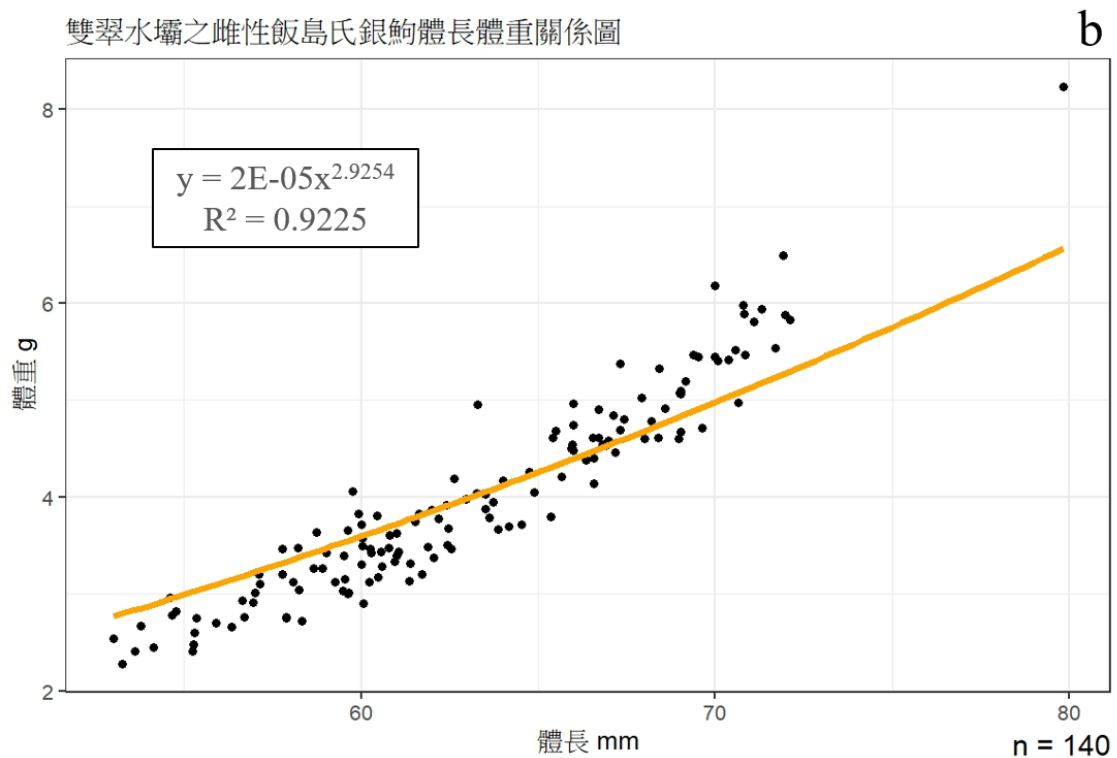
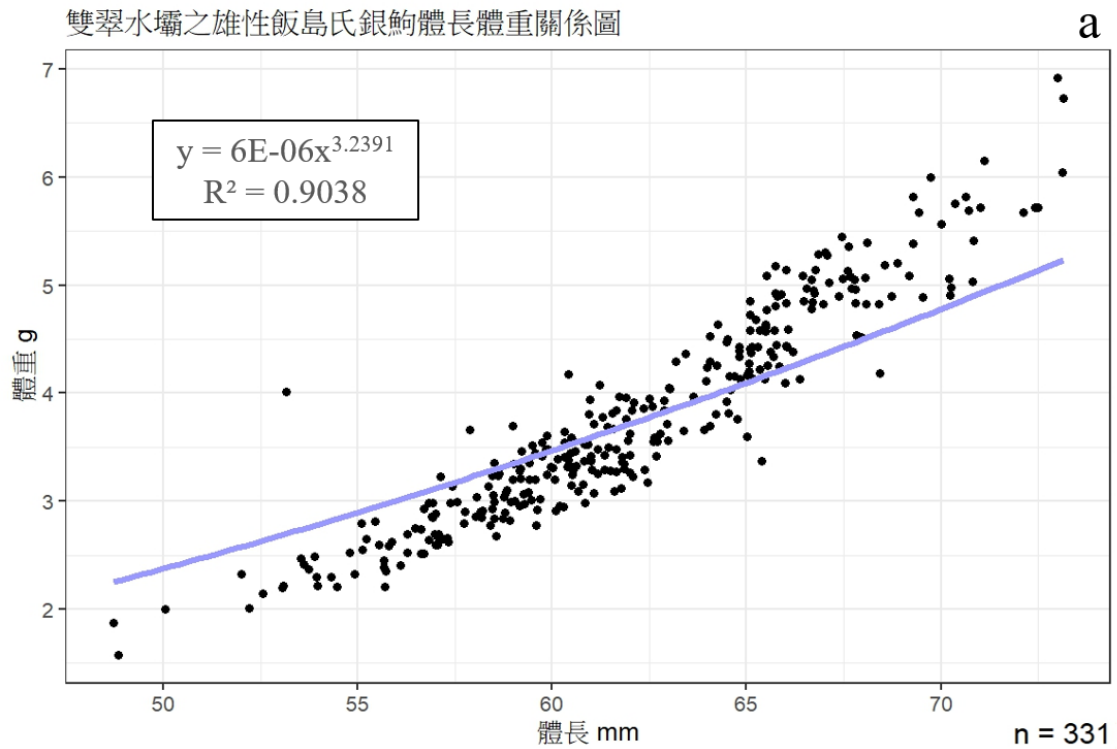
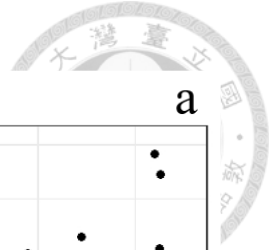


圖 9：飯島氏銀魷體長體重關係。(a) 於雙翠水壩採集之 331 尾飯島氏銀魷雄魚體長體重關係及其非線性回歸方程式；(b) 於雙翠水壩採集之 140 尾飯島氏銀魷雌魚體長體重關係及其非線性回歸方程式。

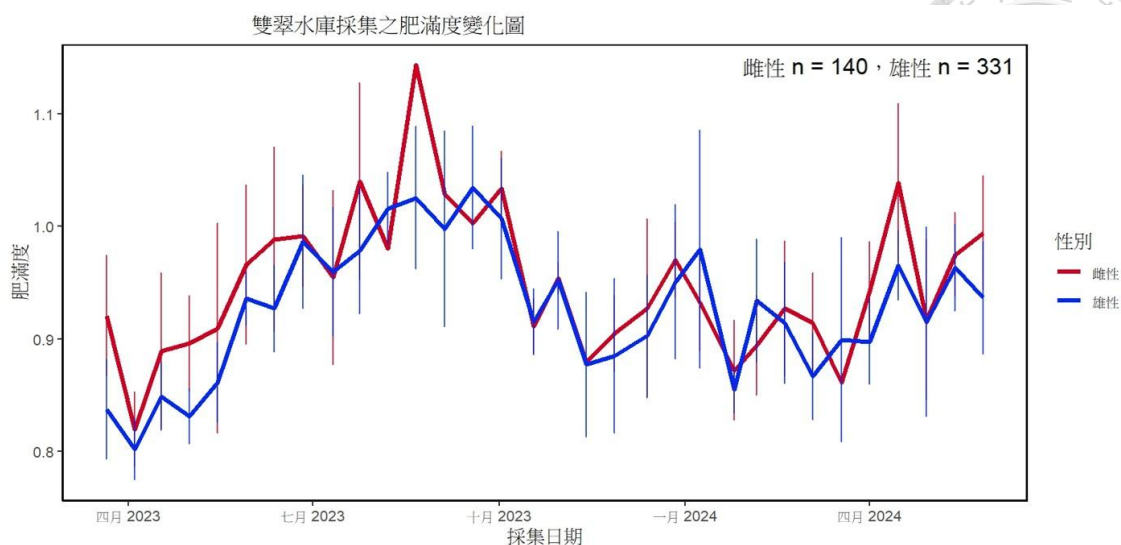


圖 10：飯島氏銀魷肥滿度雙週變化。圖為雙翠水壩飯島氏銀魷族群 2023 年 3 月至 2024 年 5 月的肥滿度雙週變化趨勢，雌雄魚趨勢相近，於生殖高峰期雌魚肥滿度較雄魚高。

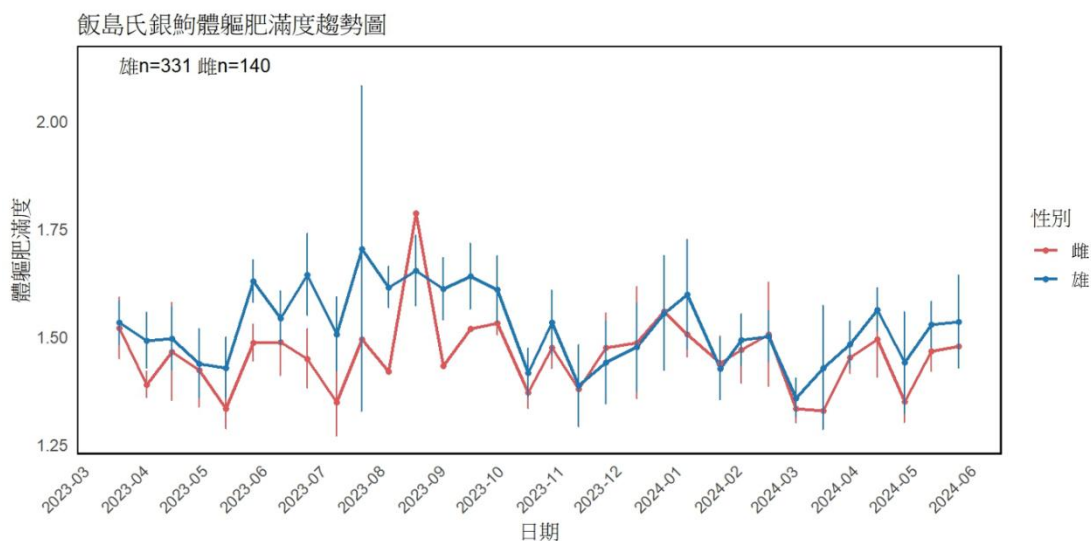


圖 11：飯島氏銀魷體軀肥滿度雙週變化。雙翠水壩飯島氏銀魷族群 2023 年 3 月至 2024 年 5 月的體軀肥滿度雙週變化趨勢，雌雄魚趨勢相近，但扣除了性腺重之雌魚體軀肥滿度多數時間皆低於雄魚體軀肥滿度。

(五) 飯島氏銀魷生殖腺成熟度指數

利用每 2 週一次解剖飯島氏銀魷之數據，將全體重與性腺重以生殖腺成熟度指數公式做運算，可以得到其生殖腺成熟度指數 (GSI)。結果可見，雄魚 GSI 值



於 2023 年 3 月份開始，直到 2024 年 5 月份，介於 0.303 至 3.228 之間；雌魚 GSI 值介於 0.303 至 22.308 之間，調查期間的趨勢以 5 月中、6 月底和 9 月上旬較高（圖 12）。

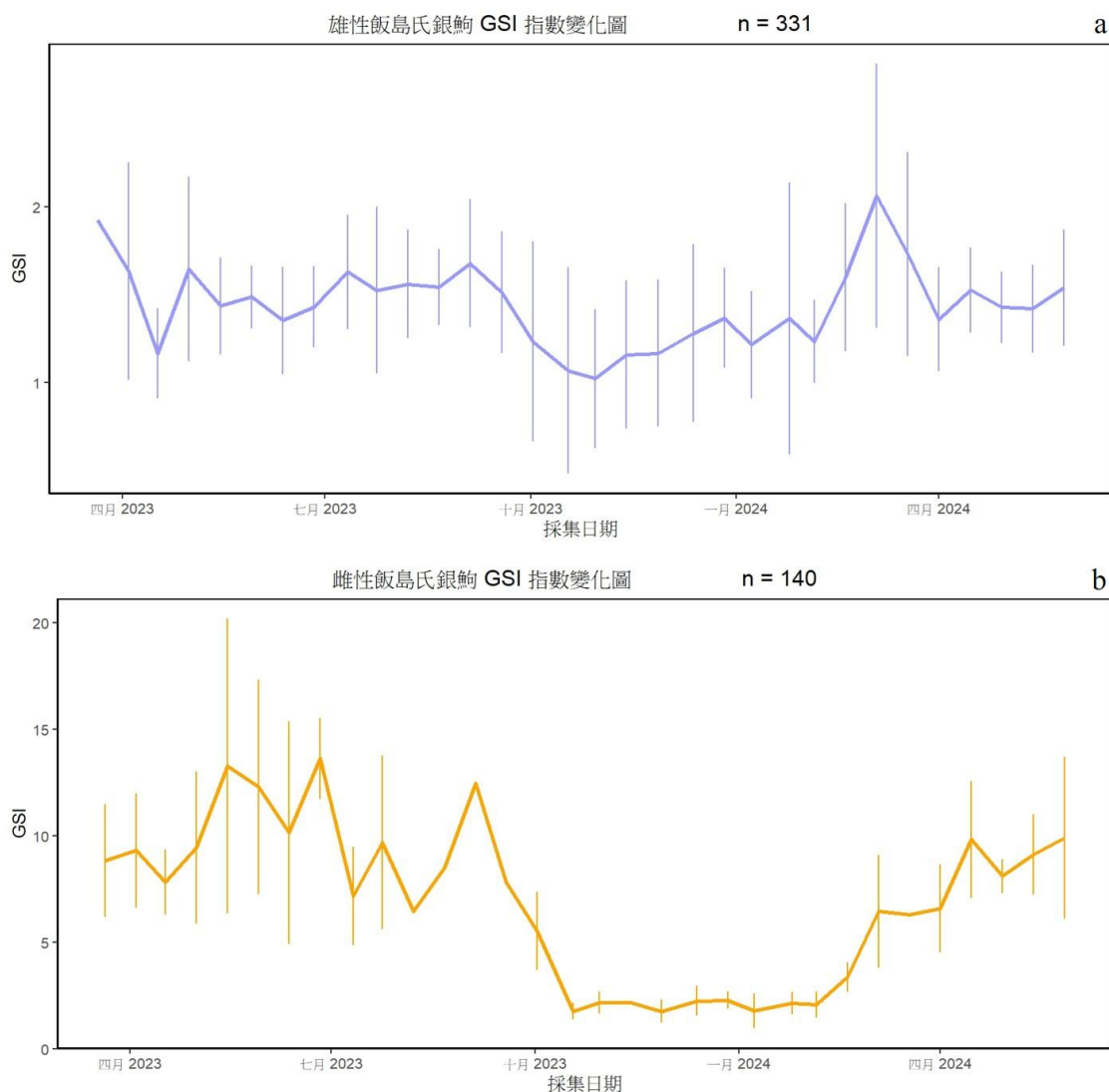


圖 12：飯島氏銀鮫生殖腺成熟度指數月趨勢。(a) 自 2023 年 3 月至 2024 年 5 月，雙翠水壩飯島氏銀鮫雄魚之 GSI 雙週次變化趨勢，高峰出現在 2023 年 5 月至 9 月，以及 2024 年 3 月；(b) 自 2023 年 3 月至 2024 年 5 月，雙翠水壩飯島氏銀鮫雌魚之 GSI 雙週次變化趨勢，高峰亦出現在 2023 年 5 月至 9 月，以及 2024 年 3 月。雌雄魚變化趨勢相似。

(六) 飯島氏銀魴孕卵數

估算飯島氏銀魴之潛在年孕卵數 (potential annual fecundity) 約介於 50,000 至 200,000 顆之間，總孕卵數 (total fecundity) 則介於 1,058 至 6,326 顆，平均 3265 顆。

(七) 飯島氏銀魴卵徑頻度分布

依照飯島氏銀魴不同卵徑大小進行數量統計，並以卵數比例進行計算，可得到卵徑頻度結果。結果顯示，於發育期 (maturing) 之飯島氏銀魴雌魚，初發育卵黃卵 (卵徑約 0.3–0.5 mm) 約佔整體卵數的 39%，幾乎成熟之卵黃卵 (卵徑約 0.5–0.7 mm) 佔整體卵數 34%，卵徑 0.7–0.9 mm 及 0.9 mm 以上之成熟卵黃卵以及水合卵則佔整體卵數的 27% (圖 13a)。成熟期之飯島氏銀魴雌魚，初發育卵黃卵約佔整體卵數的 35%，幾乎成熟之卵黃卵佔整體卵數 26%，成熟卵黃卵及水合卵則佔整體卵數的 39% (圖 13b)。未成熟期皆為極小之卵母細胞，無法估算；休止期則僅剩少數殘破萎縮之卵粒，亦無法估算。

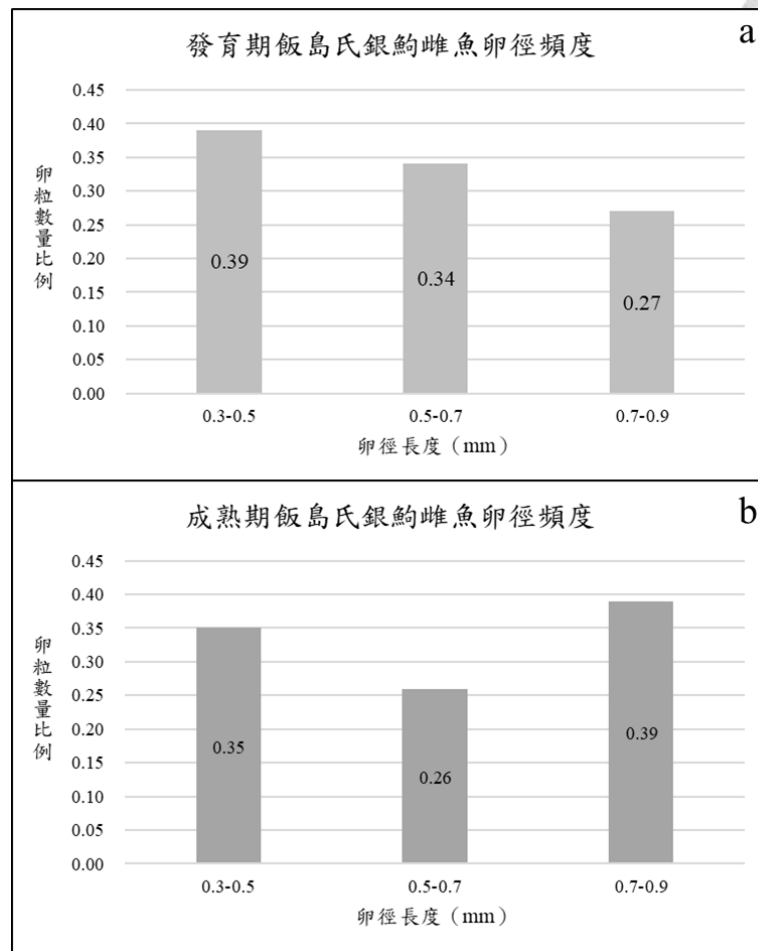


圖 13：不同發育階段之飯島氏銀鮫卵徑頻度。(a) 卵巢外觀為發育期階段之飯島氏銀鮫雌魚卵巢內不同卵徑的平均估算比例；(b) 卵巢外觀為成熟期階段之飯島氏銀鮫卵巢內不同卵徑的平均估算比例。

(八) 飯島氏銀鮫性腺切片

將生殖腺組織切片並染色後於顯微鏡進行觀察，可以發現發育期階段之飯島氏銀鮫雄魚精囊內，有不同發育階段的精細胞，且精子並未充滿精小管（圖 14a）；成熟期雄魚精囊切片則可觀察到精子充斥精囊（圖 14b）。發育期飯島氏銀鮫雌魚的卵巢內同時具有不同成熟階段的卵細胞存在（圖 15a），成熟期雌魚之卵巢內多為成熟卵子，但仍可觀察到發育中的卵細胞（圖 15b）。

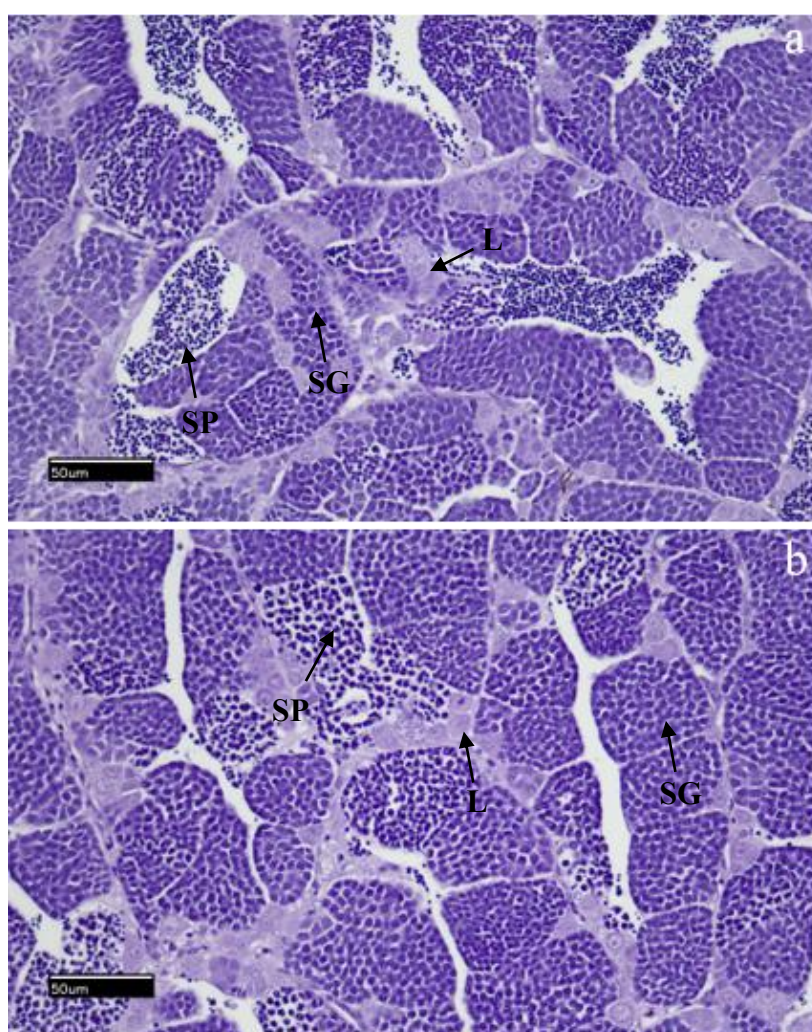


圖 14：飯島氏銀鮫雄魚不同發育階段之精囊 H&E 染色切片。(a) 為發育期雄魚精囊切片，(b) 為成熟期雄魚精囊切片。Spermatozoa (SP) 為精子，spermatogonia (SG) 為精原細胞，lobular lumen (L) 為精小管。

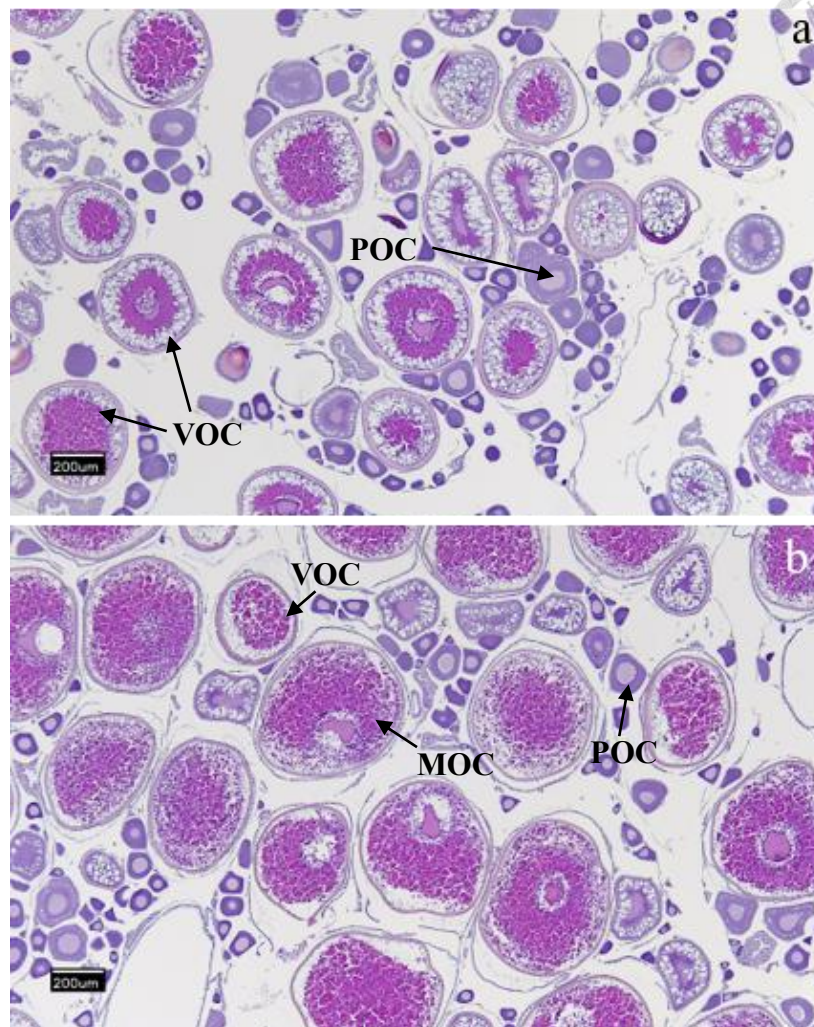


圖 15：飯島氏銀魷雌魚不同發育階段 H&E 染色切片。(a) 為發育期雌魚卵巢切片，(b) 為成熟期雌魚卵巢切片。Primary oocyte (POC) 為初級卵母細胞，Vitellogenic oocyte (VOC) 為尚未成熟卵黃卵母細胞，mature oocyte (MOC) 為成熟卵母細胞。

(九) 生殖生態學分析

取肥滿度和 GSI 標準化之數值進行時間趨勢比較，可以發現兩者趨勢相似，無時間尺度之差異與延宕 (time lag) (圖 16)。

利用皮爾森相關性分析 (Pearson correlation analysis) 得到肥滿度、GSI 及溫度三者之相關係數並繪製熱點圖，得到圖 17。圖 17 顯示 (1) 肥滿度與 GSI 為顯著正相關(相關係數 0.38, $p=0.04$); (2) 肥滿度與溫度為顯著正相關(相關係數 0.63,

$p < 0.001$) ; (3) GSI 與溫度為顯著正相關 (相關係數 0.66 , $p < 0.001$) 。肥滿度、GSI 及溫度三者之相關性皆為中等相關 ($0.4 \leq |r| < 0.7$) 。

利用肥滿度、GSI 與溫度進行線性迴歸，得到以下結果：

(1) $CF = 0.01 \times \text{Temperature} + 0.737$, $R^2 = 0.396$ 。

(2) $GSI = 0.569 \times \text{Temperature} - 5.345$, $R^2 = 0.429$ 。

在不同時間點、同溫度的情況下，肥滿度和 GSI 並未分布在相同位置 (圖 18、19)。

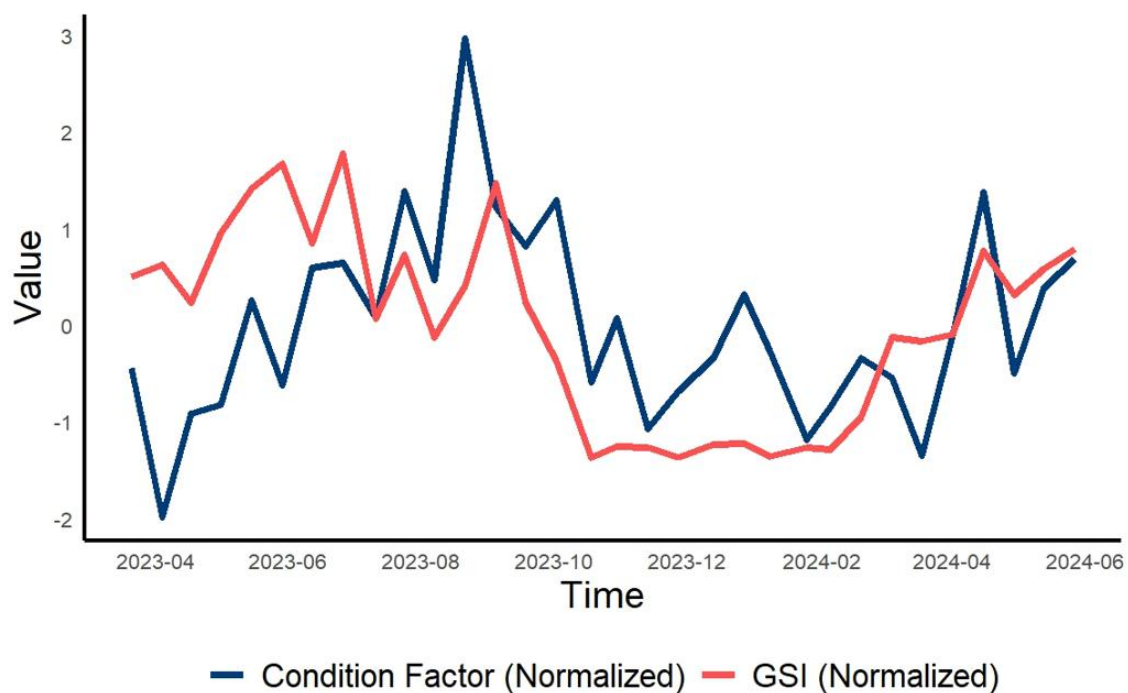


圖 16：肥滿度與 GSI 變化趨勢比較圖。將肥滿度與 GSI 之數值標準化，疊加兩者之變化趨勢，得到比較圖。兩者趨勢相符，無時間尺度之延宕。

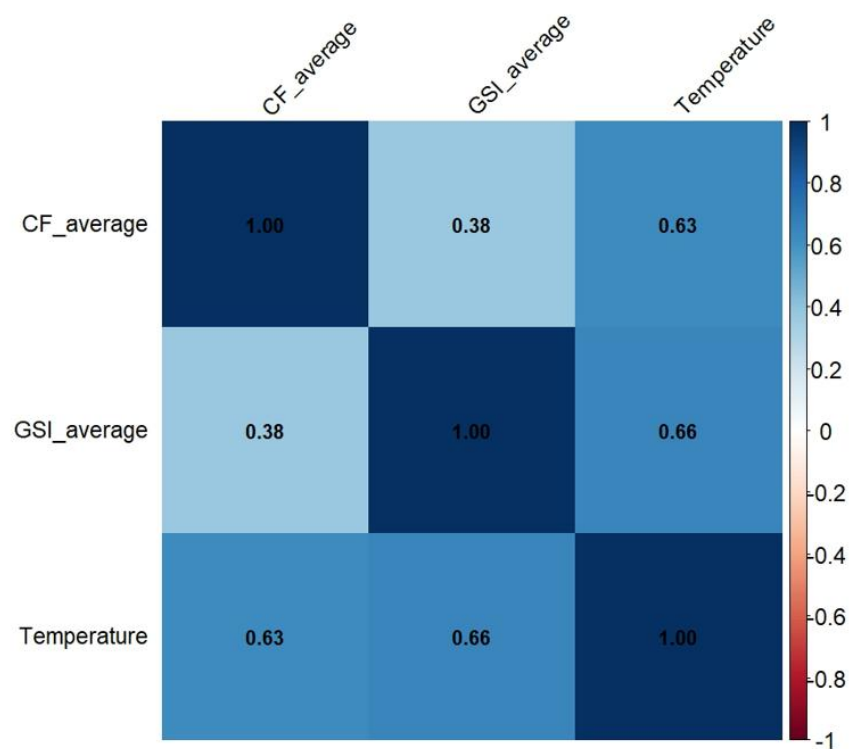


圖 17：肥滿度、GSI 與溫度之相關性熱點圖。

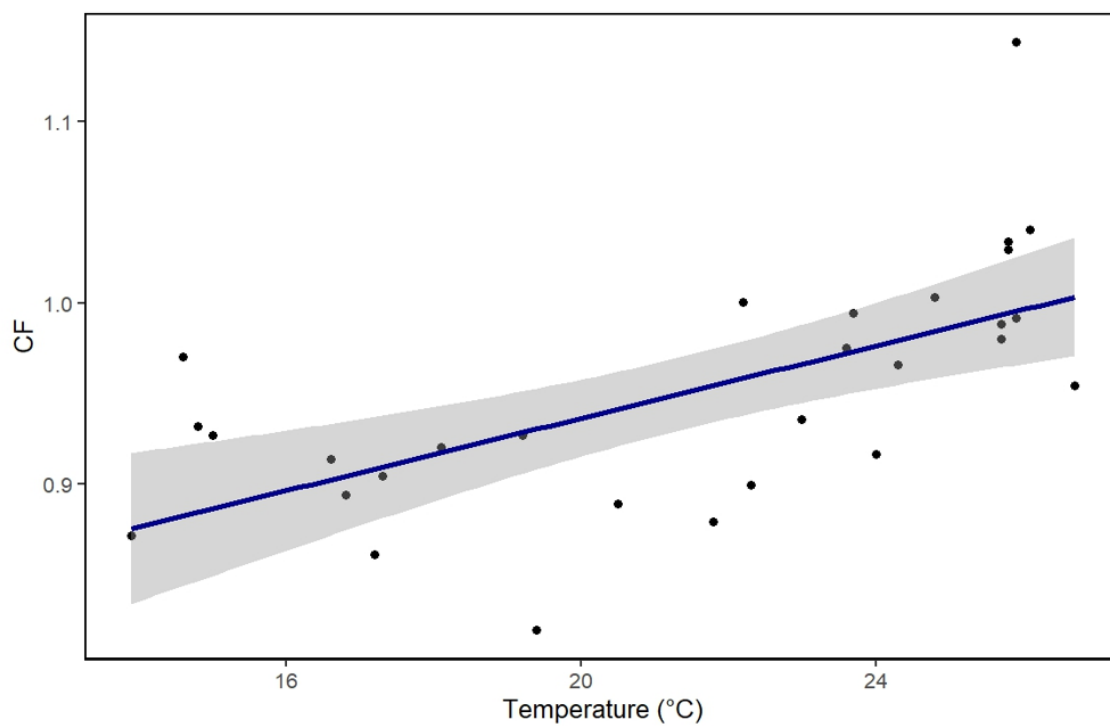


圖 18：溫度對肥滿度之影響。利用肥滿度與溫度進行迴歸分析，得到不同溫度之肥滿度分布趨勢。

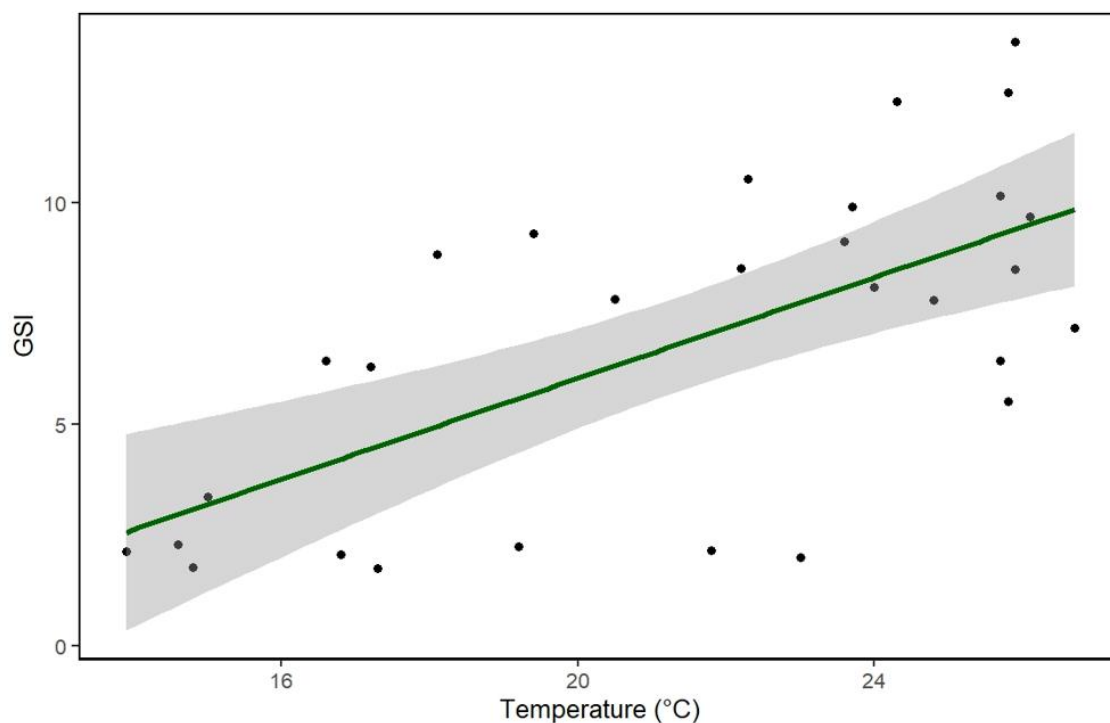


圖 19：溫度對 GSI 之影響。利用 GSI 與溫度進行迴歸分析，得到不同溫度之 GSI 分布趨勢。

二、域外人工繁養殖方法

（一）養殖方法

藉由營造不同的人工養殖環境，觀察飯島氏銀魴生理外觀及互動行為等，可以發現在 2 呎魚缸飼養之飯島氏銀魴呈現出緊迫的行為，魚隻會成群聚集，躲藏在缸內隱蔽性最高處，對於餵食行為以及缸外動靜充滿戒心，行為呆滯，無探索環境、魚隻互動、到處游動等行為，飼養時間超過 4 個月後，魚隻索食情況下降，進而造成體質衰弱；養殖於 4 呎缸及玻璃纖維桶內等大型環境中的飯島氏銀魴，在環境布置與 2 呎缸相近的情況下，可以觀察到群游、翻找食物、躲避人員、探索魚缸環境、互相追逐等行為。

缸體布置方面，裸缸飼養個體，會因無躲藏處而緊迫拒食，並會尋找缸體內顏



色最深的區域躲藏，甚至出現沿著缸壁垂直游動的現象。缸體內有石塊、水生植物等布置物存在時，飯島氏銀魨會選擇在陰影處較多的區域聚集，如水草下方，以藉此躲避威脅。但是，太過於複雜或密植水草的環境，飯島氏銀魨並不會利用。魚缸底部具有如野生環境的一號底質時，飯島氏銀魨會出現靠近底質躲藏的現象，若為裸缸無底質的環境，飯島氏銀魨則會聚集於缸壁和底部相接處。底質的有無並不影響飯島氏銀魨於底部尋找食物的行為。

溫度方面，放置於室外之玻璃纖維桶環境，於夏季時水溫可達 29°C 以上，水溫持續維持在 29°C 以上時，觀察到飯島氏銀魨的進食慾望減少，殘餌增加。放置於室外之玻璃纖維桶環境，於冬季時水溫可降至 8–10°C，於此環境下，飯島氏銀魨能夠正常活動、進食，以及有互動行為出現。

光照週期方面，室內飼養環境之魚缸，若將光照時長控制在 8–10 小時區間，飯島氏銀魨緊迫程度明顯低於光照時長長達 14 小時環境中的個體。

飼料選擇方面，使用冷凍赤蟲搭配無節幼蟲、人工飼料，比起使用單一人工飼料，有更好的體態表現，較易達到與生殖期捕獲之野外個體相似的體型，且長期使用單一餌料餵養，可以發現飯島氏銀魨的進食慾望降低，肥滿度下降，出現不正常瘦弱體態等異常狀況。餵食多元餌料可以觀察到魚隻活力較佳、索食慾望增加、肥滿度上升等情形。依照上述結果，能夠穩定於人工環境飼養飯島氏銀魨的環境條件可參照表 2。

表 2：飯島氏銀魴人工飼養環境條件

飼養條件	條件細節
穩定過濾系統	氨、亞硝酸鹽類等含氮代謝物不能出現於養殖環境中。
餌料	使用底棲型魚類飼料、海水魚類飼料及冷凍生餌（赤蟲、豐年蝦）。
溫度	可存活於 8°C 至 29°C，24°C 至 28°C 為最佳溫度範圍。
光照週期	每日至少 8 小時光照時間，並隨季節調整。
飼養密度	20 L/隻數密度以下及 3 L/隻數密度以上會產生緊迫。
疾病	飯島氏銀魴易受有機毒素及細菌感染，應維持優良養殖環境，並檢疫新魚。

（二）人工繁殖方法

第一部分，藉由控制不同環境因子，試圖刺激飯島氏銀魴自然生產的行為發生，惟經過調控光照週期、餌料、水溫、水流速度、飼養密度、水深等變因後，仍未發現人工飼養的飯島氏銀魴出現追尾、配對及生產等行為。

本研究嘗試利用控制光照週期的長短，來模擬野外飯島氏銀魴生殖季相似的日照。於飼養環境裝設光譜近似日光之 LED 燈具，並隨每日日照時間調整，於冬季時，縮短至 8 小時，並逐漸調整至夏季日照時長之 14 小時。結果未見飯島氏銀魴因此調整而出現繁殖行為。

餌料方面，本研究利用餵食高蛋白、高脂肪之餌料，嘗試提供飯島氏銀魴穩定且豐富的營養，以確保其繁殖能力不受營養缺乏影響或限制。結果雖可見飯島氏銀魴肥滿度持續維持或有出現抱卵的外觀表現，但仍未出現繁殖行為。

水溫方面，本研究利用大量換水以及冷水機之方式，嘗試降低魚缸水體溫度，營造出野外環境降雨過後的情形，以此刺激飯島氏銀魴生產意願。經測試後，即便降低溫度達 4–6°C，仍未見其因此刺激而產生繁殖的行為。

水流速度方面，本研究經由調整循環水系統之馬達流速，或額外裝設沉水馬達提供缸體內的水流速度，仍未見飯島氏銀魷產生繁殖行為。

飼養密度方面，因考慮到不同密度會影響配對成功率，本研究嘗試使用 1 雌 1 雄、1 雌 2 雄、2 雌 4 雄、3 雌 3 雄、9 雌 9 雄等不同密度飼養，但不同的飼養密度皆未發現繁殖行為產生，甚至配對追尾的行為皆未出現。

另外，本研究亦嘗試利用降低水體深度的方式，給予飯島氏銀魷生存壓力的刺激。經過短期使用 1/2 水體高度飼養，仍未見到繁殖行為產生。

第二部分，透過人工注射催產激素，刺激人工飼養之飯島氏銀魷生產。經過人工注射兩劑 LHRH-A 激素後的 18 隻飯島氏銀魷種魚，於注射後 6 小時，可以明顯觀察到多隻雄魚追逐雌魚的行為，但未觀察到產卵行為發生。

本研究目前已嘗試之繁殖條件列於表 3。

表 3：飯島氏銀魷人工繁殖條件測試項目

測試條件	條件調整方式
光照週期	調控光照時長，模擬生殖季日照。
餌料	增加蛋白質、脂肪含量飼料。
溫度	快速降低水溫，產生溫度震盪，模擬降雨環境。
水流	增強水流速度，模擬降雨環境。
飼養密度	提供不同養殖密度，增加配對機會或減少追尾行為受干擾。
水深	降低水面高度，產生生存壓力。
生殖激素	注射生殖激素 LHRH-A，刺激其卵巢和發情狀況。

討 論



本研究旨在探討瀕臨絕種野生動物飯島氏銀魮之生殖學特性，以及此物種於人工飼養環境下之標準飼養流程和飼養環境條件，因此以下討論會著重於此物種與其他物種之比較，試圖了解飯島氏銀魮會面臨族群生存壓力是否與其生殖學特性相關，並探討在人工飼養環境下，為何飯島氏銀魮較其他臺灣淡水魚物種難以達到穩定繁殖的狀況。此外，本研究所採集之樣本來源為位於臺灣中部食水料溪之飯島氏銀魮外來族群，雖與原生於苗栗縣後龍流域的族群同源，但仍有可能因為環境的不同而有差異，後將深入討論。

一、飯島氏銀魮生殖生物學特點

(一) 飯島氏銀魮之採集

淡水魚類調查中，經常使用的採集方式為電魚法、被動式陷阱（籠具、蝦籠）、網捕法（手拋網、抄網）以及垂釣法。電魚法能夠有效且快速地將調查河段內的目標魚類擊暈並採集（張明雄，1994；楊芷毓，2011；劉奇璋，1996），特別是針對中大型魚類（Pottier et al., 2022），亦能在不傷害到生物多樣性的情況下進行採集與調查（Pottier et al., 2020），然而對於瀕臨絕種的物種而言，電魚法仍有過高的風險（Snyder, 2003）；此外，電魚法較適合水深低於 1 公尺之淺水域，對於雙翠水壩此類湖泊型水域則效果不佳。本研究於採集初期曾嘗試以對樣本傷害最小的被動式陷阱和網捕法採集，惟效果不如預期，無法順利取得樣本。基於以上因素，本研究之採集方式改以相對傷害較小的「釣魚法」進行。所釣獲之飯島氏銀魮大小介於 48.71 mm 至 79.89 mm，最小體長明顯大於前人研究中所調查到之最小體長，這是因為釣魚法相對其他採集法，選擇性較高，無法取得體長小於 40 mm 之個體，故本研究取得之最小體長明顯大於前人研究的採集結果（陳義雄，2020；劉奇璋、廖德裕，2023）。



依據莊明德等人 (2016) 及經濟部水利署 (2015) 的標準，河川棲地可分為淺瀨 (riffle, 流速 > 0.3 m/s、深度 < 0.3 m)、淺流 (glide, 流速 < 0.3 m/s、深度 < 0.3 m)、深潭 (pool, 流速 < 0.3 m/s、深度 > 0.3 m)、深流 (run, 流速 > 0.3 m/s、深度 > 0.3 m) 等 4 種類型，而魚類的棲地選擇與體型有關 (孔麒源, 2006)。體型較大者能夠佔據環境較佳、資源較多的區域，例如深潭；體型較小者，如初生幼魚，通常出現於水深較淺之淺瀨、淺流。躲避天敵捕食也是影響魚類棲地選擇的重點之一，體型較大的個體傾向棲息於深潭，以降低因體型顯眼而遭鳥類掠食的風險；而體型較小的個體則多見於淺瀨，受掠食壓力相對較小。本研究於垂釣採集時，使用的釣具長度為 360 cm 至 450 cm，可釣獲範圍約為離岸 3 至 8 m，皆屬於深潭類型。由於採樣範圍主要集中於離岸較遠的深潭區域，因此所獲個體多為體型較大者；體型較小的個體則可能棲息於更靠近岸邊的淺瀨，傾向於躲藏在岸邊水生植物或障礙物下 (Kamimura & Shoji, 2024)，故未能充分反映於本次採集樣本中。以上因素導致本研究於採集結果中，皆獲得已可見性腺之個體，無法推斷最小成熟體長。

(二) 飯島氏銀魮性別判斷標準

過去的文獻中甚少提及飯島氏銀魮在雌雄魚外觀上的差異與辨別方式。本研究發現，於 4 月時，雙翠水壩之飯島氏銀魮族群中，雄魚頭部、吻部及鰓蓋上會出現細小、白色、尖錐狀的追星；雌魚則會出現腹部明顯膨大的外觀特徵。

追星是淡水魚類特徵，為位於頭部、身體或鰭條的小型角質化結構，有助於繁殖季同性打鬥、雄性地位象徵、產卵時的築巢防禦、求偶時刺激雌魚及性別或物種識別 (Kortet et al., 2004; Wiley & Collette, 1970; 顏俊雄等人, 1995)。據本研究觀察，追星只出現在繁殖季 (4 至 10 月) 之成熟飯島氏銀魮雄魚，雌魚則無，且非繁殖季時，不論雌雄魚皆未發現具有追星的個體。本研究推測繁殖季過後，飯島氏銀魮雄魚的追星會消失萎縮 (atrophy)。此種現象相當特別。大部分的鯉科魚類，於發育追星後，追星皆不會消失。以鯉科 (Cyprinidae) 鬚鱯屬 (*Candidia*) 臺灣鬚



鱧 (*Candidia barbata*) 為例，臺灣鬚鱧雄魚的頭部一旦出現過追星，便不會消失，僅有臀鰭部位的追星會在繁殖季過後消失 (Ito & Hosoya, 2017; 顏俊雄等人, 1995)。在過往的研究中，亦僅有鯽魚 (*Carassius auratus*) (Wiley & Collette, 1970) 以及脂鯉科 (Characidae) 中的 *Knodus nuptialis* (Menezes & Marinho, 2019) 有追星萎縮消失的紀錄。臺灣的銀魮屬魚類中，銀魮 (*Squalidus argentatus*) 雄魚亦具有追星，巴氏銀魮則無 (Chen & Chang, 2007)，而這兩種魚類的研究並未提及追星的消失情形。因此，飯島氏銀魮雄魚追星是否具繁殖季過後脫落或萎縮的特性，應在人工環境飼養時進行觀察。而本研究於人工飼養試驗時發現，原先自野外採集帶有追星之個體，在肥滿度下降時，追星亦同時消失，這證明飯島氏銀魮雄魚具有追星隨繁殖季出現，於非繁殖季消失此特性。惟目前僅發現此現象的發生，至於飯島氏銀魮追星的真正功能和與追星相關的生理機制，仍有待後續研究。

在與臺灣地理位置相近的韓國，共有朝鮮銀魮 (*Squalidus chankaensis tsuchigae*)、朝日銀魮 (*Squalidus japonicus coreanus*)、真島氏銀魮 (*Squalidus gracilis majimae*) 以及多斑銀魮 (*Squalidus multimaculatus*) 等四種銀魮屬魚類。此四種銀魮的研究中 (Hwa-Kun Byeon, 2012; Hwa-Keun Byeon, 2021; Kim et al., 2021; Park et al., 2005; Song et al., 2017)，皆無提及追星的特徵，除了 Hwa-Keun Byeon (2021) 於多斑銀魮的研究中表示其雄魚胸鰭硬條較雌魚更硬且無彈性外，大部分的研究皆表示無法藉由外觀判斷性別。

本研究除了利用追星和雌魚腹部膨大來辨別飯島氏銀魮的性別，亦嘗試利用臺灣鯉科魚類常見第二性徵分辨 (中央研究院生物多樣性中心, n.d.)。經過比對鰭條長度、尾鰭胸鰭臀鰭形狀、婚姻色等特徵，皆未發現其他可於野外調查時，在不傷害飯島氏銀魮的情況下快速分辨性別的方式，可定論飯島氏銀魮除了繁殖季有無追星此一特徵之外，並無其他分辨方式。後人可就這方面做更進一步的研究，以避免僅能利用犧牲的方式辨識出魚隻性別。



(三) 飯島氏銀魷體長體重關係

經常用於魚類體長體重關係的非線性迴歸方程式 $W = a \times L^b$ 中， b 值大多介於 2 至 4 之間 (Ozaydin et al., 2007)；當 b 值等於 3 時為等速生長 (isometric growth)，魚隻在成長時體長和體重會呈現相等速度；當 b 值大於 3 時，體重之成長速度會大於體長，身形較肥胖；當 b 值小於 3 時，體重之成長速度會小於體長，身形較細長 (Jisr et al., 2018)。依照飯島氏銀魷的體長體重關係迴歸方程式，雄魚之 b 值為 3.2391 ($b > 3$)，屬於正異速成長 (positive allometric growth)，較肥胖且接近紡錘形；雌魚之 b 值為 2.9254 ($b < 3$)，屬於負異速成長 (negative allometric growth)，較細長且接近流線形。此現象與扣除了性腺重所計算出的體軀肥滿度結果一致，雄魚之體軀肥滿度多數時間皆高於雌魚，表示尚未進入繁殖季時，雌魚的肥胖程度確實低於雄魚，體態上會呈現流線型，雄魚則呈現紡錘型。

(四) 飯島氏銀魷性別比例

本研究以垂釣法進行採集。對於性別篩選，垂釣法屬隨機性之採集方法。在本研究初期，每 2 週一次均採集 15 隻樣本的情況下，皆可獲得至少 2 隻以上的雌雄魚，但自 2023 年 8 月上旬進入生殖高峰起，連續多次採集皆僅釣獲 1 隻雌魚，此情況對於本研究所欲探討之肥滿度變化趨勢以及生殖腺成熟度變化趨勢有很大的影響 (Richter et al., 2022)。因此後期採集時，會利用追星和腹部膨大程度 2 特徵，挑選出比例較平均之雌雄魚隻數量。

多數的淡水魚類，被採集之雌雄性別比例皆為 1：1 (Beevi & Ramachandran, 2005)，其中當然也有例外，Phillip (1993) 觀察到，部分魚類會因棲息地的選擇而產生雌雄魚出現率差異，亦可能因生殖策略而影響採樣結果，但多數都呈現繁殖季時雌魚捕獲量較高的情形。然而，以上這些研究皆和本研究有所差異。繁殖季開始時，尤其是繁殖高峰期 5 至 9 月，雄魚比例較高。推測此現象可能與飯島氏銀魷生殖策略及行為模式變化有關。繁殖季期間，雄魚可能為了提高求偶成功率，需要能

量增加其體態表現；亦有可能為了尋找雌魚個體而增加活動頻率，進而增加發現釣餌的機率。雌魚於繁殖季時因卵巢發育，體態變得肥滿膨大呈現紡錘型，不利於游泳，在競爭食物資源時較為弱勢(Schakmann & Korsmeyer, 2023; Tytell et al., 2010)；雌魚可能因 8 至 9 月時，卵巢已發育完成，無需更多能量，進食慾望降低；此外，亦可能於接近產卵時，雌魚有離群尋找產卵點的特性(Nanami et al., 2017; Warner, 1987)。

(五) 飯島氏銀魷的生殖週期

魚類生殖週期可以利用生殖腺外觀、肥滿度、生殖腺成熟度指標、卵徑頻度來判斷(Aguilar-Santana et al., 2024; West, 1990; 劉奇璋, 1996)，本研究亦以此為標準。飯島氏銀魷發育期(maturing)之卵巢，外觀完整，呈現平滑光滑狀，可見透明中帶有些微黃色卵粒；成熟期(mature)之卵巢，外觀更加飽滿，呈橢圓狀，分布於魚體體腔下側，卵粒呈現黃色且透明度較低；休止期(spent)之卵巢呈現乾癟狀，但仍有零星卵粒充斥其中。雄魚的精囊外觀呈灰白，全年差異不大，比對生殖腺成熟度指數，亦可呼應此現象。因此，本研究主要利用雌魚之卵巢發育程度作比較。

飯島氏銀魷肥滿度顯示各月別間的變動不大，但在 8 月至 9 月有相對較高的數值出現，這也間接證明 9 月開始是繁殖高峰，魚體內含有最多的能量，同時性腺都已發育完全，連帶使體重增加。於 10 月上旬之後，肥滿度略為下降，推測為飯島氏銀魷排精、排卵造成，此結果亦與 9 月為繁殖季高峰的推論相符。每次調查間的肥滿度趨勢波動，可能是因環境中可攝食的食物量有所變化，導致飯島氏銀魷的肥滿度變化。

體軀肥滿度的結果則顯示出個月分雌雄魚的變動趨勢是相似的，數值也非常接近，且多數皆為雌魚低於雄魚。這和肥滿度的結果有差異，肥滿度多為雌魚高於雄魚，推測是因雌魚的性腺發育會大幅影響魚隻重量所導致。依據 Encina 與



Granado-Lorencio (1997)、Gauvin 等人 (2023) 以及 Stephens 等人 (2009) 之研究，魚類在進行繁殖活動時，可以依照其能量利用方式分為 capital breeding 及 income breeding 等兩種類型。Capital breeding 類型的物種，會優先利用繁殖季前儲存於體內的脂肪、蛋白質與碳水化合物等能量，將這些能量轉換至繁殖活動，例如性腺發育；income breeding 類型的物種，於繁殖季時仍會持續進食，並將新攝取的能量用於繁殖活動。藉由比較體軀肥滿度、肥滿度與 GSI 的結果，可以發現飯島氏銀魷在進入繁殖季時，應該是將新攝取的能量用於性腺發育，而非使用體內儲存的能量，因此肥滿度和 GSI 仍會因性腺重量增加而上升，但體軀肥滿度並不會有明顯下降的趨勢。

生殖腺成熟度指數 (GSI) 趨勢顯示，雄魚和雌魚的 GSI 值自 3 月份至 10 月份均維持在較高的數值，其中雌魚以 5 月中、6 月底和 9 月上旬特別高，因此推測 5、6 月 (夏季) 和 9 月 (秋季) 為繁殖高峰期，因 8 月至 9 月雌魚採集樣本數過小，可能在推估上會有誤差，但若是參考肥滿度的結果，9 月仍是可能的繁殖峰期。10 月下旬繁殖峰期過後，雌魚的 GSI 值大幅下降，至隔年 3 月才可見回升的趨勢，因此推測飯島氏銀魷不會在冬季和春季進行繁殖。

估算飯島氏銀魷之總孕卵數 (total fecundity) 約在 1,058 到 6,326 顆之間，平均 3265 顆，與性腺外觀分辨所得到的性腺發育程度分期相比較，隨著魚體內卵巢發育程度越高，卵細胞會越大顆，且大顆的卵細胞數會增加，這與卵徑頻度分析以及組織染色切片的判讀結果相當契合，表示飯島氏銀魷是屬於分批排出部分成熟卵的多次產卵型。

生殖腺組織切片的結果也印證了上述的產卵模式推測，可以發現雌魚卵巢內同時會有不同成熟階段的卵細胞存在，屬於非同步成熟型 (asynchronous) 的生殖方式 (Polacik et al., 2021)，意思是在繁殖時期雌魚體內一直會有一部分的成熟卵細胞 (卵子)，在環境和配對條件許可的情況下就可進行產卵繁殖，而其他在卵巢



內未成熟的卵細胞則繼續發育，等待下次合適的時間再批次排出。此外，依據 Harikumar 等人 (1994) 對孕卵數 (fecundity，或稱繁殖力) 的定義，飯島氏銀魷應屬於「不確定性孕卵數 (indefinite fecundity)」，即表示飯島氏銀魷之總孕卵數不會與潛在年孕卵數相等，會在不同時間和階段中分批發育成熟。成熟的飯島氏銀魷一年可能進行多次繁殖行為，觀察牠們的生殖腺也可發現 4 至 9 月均有性成熟的雄魚和雌魚，這顯示飯島氏銀魷可繁殖期長達半年左右，比對生殖腺成熟度指數趨勢，至少有兩次可能的生殖高峰，再次證明飯島氏銀魷屬於多次產卵型物種 (J. Hunter et al., 1985; Rinchard & Kestemont, 1996)。

依據飯島氏銀魷遇到環境合適機會就能夠生產的繁殖模式，本研究認為飯島氏銀魷偏向選擇 r-selection 的生存策略 (Gunderson, 1980; Kurobe et al., 2022)，其體型小、生殖季內可多次生殖、總孕卵數多、生產力高等表現，都有助於其族群的存續和繁衍。據採集時觀察，飯島氏銀魷體型小，泳速和其他魚類相比並不突出，更與雜交口孵非鯽等魚類不同，不具護幼的行為，因此可能是為了因應棲地變化，捕食壓力等條件下所衍生出 r-selection 的生存策略。有趣的是，依據胡哲瑋 (2011) 對於石鱸的研究，上下游的族群會因為溫度差異、底質類型、流速和水量穩定度等影響，產生出不同的生殖週期和繁殖力，這部分棲地因子是否影響到飯島氏銀魷的生殖表現，值得後人探討。

綜合以上討論，本研究認為雙翠水壩之飯島氏銀魷族群為一年多次生殖之魚種，其繁殖季自 5 月開始，6 月為第一次生殖高峰，9 月為第二次生殖高峰，且多數個體以 9 月生殖為主，至 10 月下旬繁殖期結束。

(六) 飯島氏銀魷之生殖生態學

魚類在攝取充足的食物時，會將多餘的能量以肝醣形式儲存於肌肉中，或是以脂肪的形式儲存於肝臟中，且多數是以脂肪形式儲存 (Lazo-Andrade et al., 2023; Xu et al., 2020)。這些脂肪會在魚隻面臨環境壓力或準備繁殖時，轉換回能量以供



維持身體機能或性腺發育使用。也因此，當魚隻儲存能量時，肥滿度亦會隨之上升，成為用來判斷營養攝取狀況的標準。結果顯示（圖 15），GSI 於 2023 年 5 月至 8 月顯著上升，於 8 月至 9 月達到高峰後逐漸下降，2023 年 10 月下旬下降至低點後，維持低 GSI 值直到 2024 年 3 月再度上升，上下波動相對穩定；肥滿度則自 2023 年 4 月逐漸上升，至 2023 年 8 月達到高峰，高峰後逐漸下降，至 2024 年 4 月開始回升，其趨勢上下波動較不穩定。2023 年中期的變化趨勢兩者相似，僅有在 2024 年初有較明顯的分歧，此時的肥滿度較 GSI 高，推測可能是飯島氏銀魷正在增加攝食量，提高體內能量，以利卵巢發育之所需。除此之外，飯島氏銀魷雌魚的肥滿度變化趨勢與 GSI 變化趨勢並無明顯的時間間隔（time lag），上升和下降的狀況幾乎同時發生，無時間上的延宕。有此結果，推測可能原因有二：（一）依據肥滿度和 GSI 之計算方式，肥滿度為體全重與體長之關係，其中包含了用於計算 GSI 值之生殖腺重，因此當性腺增加時，肥滿度隨之增加；（二）飯島氏銀魷可能是將獲得的能量同時分配於性腺和體內能量儲存，因此當性腺發育時，並不會消耗掉自身儲存的能量使體軀肥滿度下降。綜合以上，推測飯島氏銀魷於繁殖季時仍會進食，不受抱卵與否影響。

根據本研究分析結果，水溫與飯島氏銀魷的肥滿度及 GSI 皆呈現顯著且中等程度的正相關（分別為 0.63 與 0.66），而肥滿度與 GSI 之間的相關性則較低（ $r=0.38$ ）。此結果顯示，儘管肥滿度與 GSI 均會隨水溫上升而增加，兩者的變化趨勢並不完全一致。可能的原因是，在非繁殖季期間，飯島氏銀魷即使增加能量攝取導致體況改善且肥滿度上升，其 GSI 卻不會因此而同步上升。

迴歸分析結果進一步指出，溫度與肥滿度及 GSI 均具有正向關係。然而，即便在相似的溫度條件下，不同月份的數值仍可能有所差異。例如，2023 年 11 月的平均溫度為 21.8°C ，與 2024 年 4 月的 22.2°C 相近，但兩者的肥滿度與 GSI 卻出現明顯差異。此現象顯示，除了溫度之外，尚有其他環境因子可能同時影響魚體之

能量儲備與生殖狀態，包括日照長度、降雨量及食物可獲性等 (Dinh et al., 2022)，這些因素皆可能進一步調控飯島氏銀魴的覓食頻率與能量分配策略。

由於本研究所使用之飯島氏銀魴族群為雙翠水壩被引入族群，與原生族群不同，仍有部分因子可能會影響原生族群的生殖週期與本研究結果不同。依據中央氣象局資料，研究期間沙河溪流域之氣溫與雙翠水壩所在地台中新社區的氣溫做比較，於非繁殖季（2023 年 3 月及 2023 年 10 月至 2024 年 4 月）的溫度差異不大（ $\pm 1.5^{\circ}\text{C}$ ），但在繁殖季（2023 年 6 月至 2023 年 9 月）時，沙河溪流域月均溫皆高於雙翠水壩區域，最多相差 3.2°C （圖 20）。經由成對樣本 t 檢定，兩地之溫度呈現顯著差異（ $p = 0.00136$ ），而溫度確實可能影響淡水魚類的生殖週期 (Dahlke et al., 2020; Shahjahan et al., 2017)，因此有關原生棲地飯島氏銀魴族群的生殖週期是否與本研究一致，仍有待後人進一步的研究。

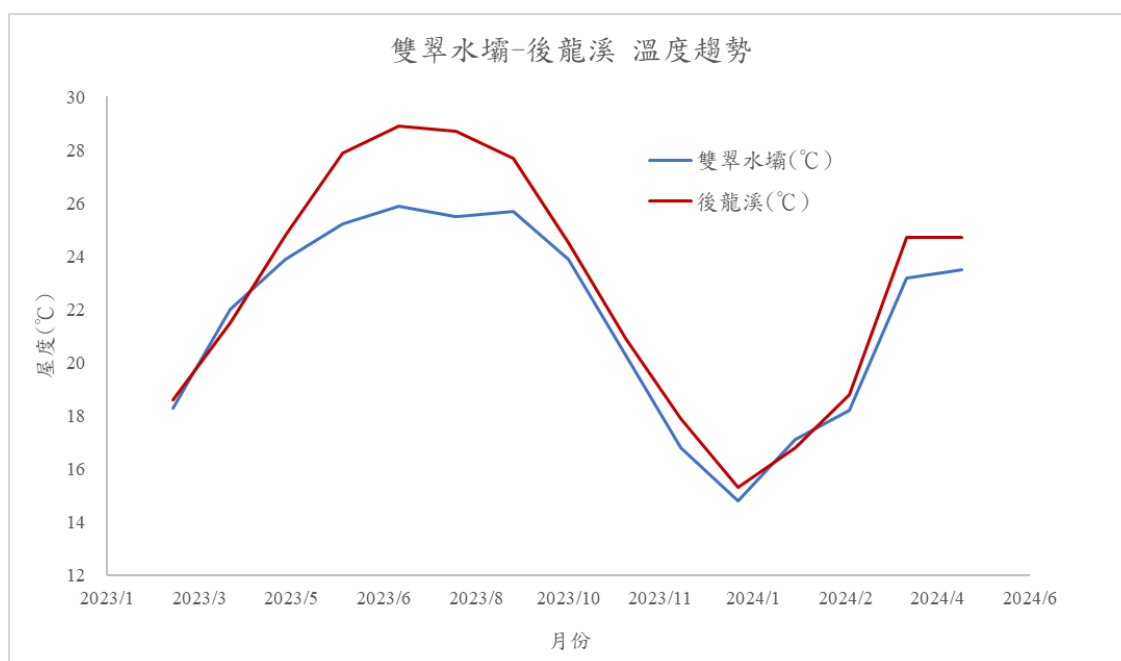


圖 20：雙翠水壩與後龍溪區域月均溫趨勢。(CODIS 氣象觀測資料查詢服務網)



二、域外人工繁養殖方法

(一) 養殖方法

經人工飼養之飯島氏銀魨極易受到環境的病源及水質變化所影響，容易被纖毛蟲 (*Ichthyophthirius multifiliis*) 所引起的白點病以及柱狀病等感染而造成死亡。飼養環境建立初期，因為運送過程緊迫、隔離檢疫以及新設魚缸去氨氮之過濾系統未建立完善，水體中氨、亞硝酸等具有毒性的有機代謝物質濃度高，造成魚隻耗損較大。飼養後期，因魚隻仍在適應人工養殖環境，處於高緊迫狀態，免疫力較低，對外在病源侵擾的耐受度較低，因此仍有因魚類疾病而死亡的個體，但在提高檢疫強度與疾病預防的措施後，魚隻的存活情形有大幅的改善。

飼養條件方面，棲地資料雖顯示其偏好微鹼性的水質環境，但以中性水質 (pH 7.0) 飼養，亦無出現緊迫、拒食與重複在缸壁邊游動等不適應的問題，推測飯島氏銀魨對於酸鹼值並不會太過敏感。餌料選擇則應提供多元餌料，且應提供較符合原生環境可以攝食到的食物來源為佳，如冷凍赤蟲、黑殼蝦及蛋白質含量較高的人工飼料等，其中，人工飼料應選擇顆粒較小或呈現薄片者，以避免飯島氏銀魨在進食及消化時產生風險。溫度環境依照室內飼養水生生物的習慣，往往會將水溫提高至 26°C 以上，但飯島氏銀魨屬於溪流型魚類，生活環境溫度並不會高於 29°C (劉奇璋、廖德裕，2023)，因此應模擬原生棲地的氣候變化，適時降低水體溫度，以避免魚隻因高溫而暴斃。

(二) 人工繁殖方法

藉由控制不同環境因子，刺激飯島氏銀魨自然配對生產，以及藉由人工注射催產激素誘導繁殖，目前均仍未成功繁殖出子代，推測原因可能是在人工環境下的營養吸收時間錯過自然的繁殖時期，前面提到種魚需要經過至少 1 到 2 月甚至是 4 個月的時間才能適應人工養殖環境，因此從完成適應到開始吸收營養，逐漸達到可



生產繁殖體質條件的時間點，可能已經錯過自然生理繁殖週期的高峰所致。飼養滿 12 個月後，可以發現人工環境中的飯島氏銀魷其肥滿度趨勢和外觀肥胖程度趨勢已和野外族群趨勢有所差別，可能是因為光照週期、溫度等環境刺激和野外環境不同，導致飯島氏銀魷的季節性調節出現落差，無法觀察到明顯的週期變化或是繁殖期特徵出現。以上這些因素，都造成進行催產試驗時，無法於繁殖期精準刺激到種魚，或使藥劑效果不明顯等。

結論與建議



本研究針對飯島氏銀魷之生殖學特性及人工繁養殖方法進行探討，並透過採樣分析建立其生殖週期、孕卵數、生殖腺成熟度指數等重要生殖學數據。同時，本研究亦嘗試發展適合飯島氏銀魷之人工飼養環境及繁殖技術，以期能為後續的保育行動提供科學依據。

本研究結果顯示，飯島氏銀魷的生殖期自 4 月至 10 月，並具有多次生殖的特性，其中繁殖高峰出現在 5 月與 8 至 9 月。繁殖季時可依據雄魚追星和雌魚腹部辨別性別。雌魚之卵巢發育呈現非同步成熟，為採取 r-selection 生殖策略的物種，能夠根據環境條件分批產卵，以增加生存機會。生殖腺成熟度指數（GSI）分析結果亦支持此推測，顯示繁殖期內性腺發育具備階段性變化。在人工繁養殖方面，本研究透過調控水溫、光照、食物來源及水質條件，建立適合飯島氏銀魷存活的飼養環境，並發現該物種對水質變動極為敏感，易受水體污染與病害影響。餌料選擇上，提供高蛋白質與多元餌料可有效提升個體存活率與生長表現。然而，在人工環境下，飯島氏銀魷未能自發進行繁殖，顯示現行飼養條件可能仍與其天然繁殖需求有所落差。即便使用促性腺激素釋放激素（LHRH-A）進行催產，仍未能成功產卵，可能與飼養環境對內分泌調控的影響有關。

未來研究應針對以下幾個方面進行優化與改進：(1) 進一步細化人工環境參數，如水流速變化、底質組成與隱蔽性等，並探討其對配對行為的影響；(2) 分析原生族群與外來族群在生殖特性上的異同，以確保人工繁殖技術的適用性；(3) 應用基因標記技術探討族群遺傳多樣性，確認人工繁殖後代是否能有效維持遺傳變異；(4) 結合行為學分析，進一步瞭解飯島氏銀魷的繁殖觸發因子，以提高人工誘導繁殖的成功率。

儘管本研究中飯島氏銀魷在人工環境下尚未成功達成自發性繁殖，然本研究



所建立之生殖學基礎資料、人工飼養技術與誘導繁殖嘗試，已為後續進行更具系統性、精緻化的復育研究提供了重要契機與方向。未來若能持續深化對其繁殖生理與行為生態之理解，並結合遺傳與環境層面的資訊，將有助於建立一套兼顧繁殖效率與遺傳永續的人工繁養殖技術體系。

本研究不僅填補了飯島氏銀魷生殖生物學研究上的空白，更為臺灣特有種魚類之保育實務與政策擬定奠定堅實的科學根基。其研究成果可作為瀕危原生魚種保育策略設計、人工復育計畫推動，以及建立保種種原庫等工作的參考依據。未來其他學者與實務單位亦可依循本研究所提供之數據與方法進行後續優化，進一步推進本土瀕危物種保育科技之自主發展，落實生物多樣性永續維護之核心目標。

參考文獻



- 中央研究院生物多樣性研究中心 (2025 年 8 月 1 日)。臺灣魚類資料庫。
<https://fishdb.sinica.edu.tw/>
- 水利署 (2015)。河川情勢調查作業要點。行政院經濟部水利署。
- 孔麒源 (2006)。屏東縣萬安溪台灣石鱚之棲地利用與生殖生態〔碩士論文，國立屏東科技大學野生動物保育研究所〕。臺灣博碩士論文知識加值系統。
- 沈世傑 (1993)。臺灣魚類誌。國立臺灣大學動物學系。
- 周銘泰、高瑞卿、張瑞宗、廖竣 (2020)。臺灣淡水及河口魚蝦圖鑑。晨星出版社。
- 胡哲瑋 (2011)。石門水庫集水區大漢溪上游支流與下游主流河段臺灣石魚賓之生殖生物學與環境因子比較研究〔碩士論文，國立臺灣大學漁業科學研究所〕。臺灣博碩士論文知識加值系統。
- 張明雄 (1994)。大甲溪中、下游魚類群聚研究〔博士論文，國立臺灣大學動物學系〕。臺灣博碩士論文知識加值系統。
- 莊明德、周文杰、曾友聖 (2016)。河川棲地分類方法之研究-以烏溪大旗橋河段為例。台灣生物多樣性研究, 18(2), 157-168。
- 許嘉恩 (1991)。桶后溪石鱚之生殖生物學研究〔碩士論文，國立臺灣大學動物學系〕。臺灣博碩士論文知識加值系統。
- 許智勛 (2024)。從利害關係人之立場、行為與互動探討生物多樣性保育與地方工程之環境衝突〔碩士論文，國立臺灣大學森林環境暨資源學系〕。臺灣博碩士論文知識加值系統。
- 陳兼善、于名振 (1986)。台灣脊椎動物誌 (上、中冊)。台灣商務印書館。
- 陳義雄、方力行 (1999)。台灣淡水及河口魚類誌。國立海洋生物博物館籌備處。
- 陳義雄、張詠青 (2005)。臺灣淡水魚類原色圖鑑 (第 1 冊)。水產出版社。
- 陳義雄 (2020)。瀕危淡水魚種的繁養殖保種規劃與族群生態調查研究 (109 林發-09.1-保-27(1)期末報告)。行政院農業委員會林務局。
- 農業部 (2023 年 10 月 19 日)。公告修正陸域野生動物保育類名錄 (農授林字第 1121707137 號)。行政院農業部。
<https://www.fa.gov.tw/view.php?theme=wildnews&id=794>

楊芷毓 (2011)。石門水庫集水區涌仔溝溪之臺灣馬口魚族群生態學研究〔碩士論文，國立臺灣大學漁業科學研究所〕。臺灣博碩士論文知識加值系統。

熊文俊 (1999)。台灣馬口魚繁殖及環境生物學研究〔博士論文，國立臺灣大學動物學研究所〕。臺灣博碩士論文知識加值系統。

賴弘智、熊文俊、林翰揚、施志昀 (2009)。飯島氏銀魮 *Squalidus iijimae* (oshima, 1919) 人工繁殖及幼苗發育。特有生物研究，11(1)，27-36。
<https://doi.org/10.7064/esr.200901.0027>

劉奇璋 (1996)。哈盆溪花鰍之生殖與生態學研究〔碩士論文，國立臺灣大學動物學系〕。臺灣博碩士論文知識加值系統。

劉奇璋、廖德裕 (2023)。新竹林區管理處飯島氏銀魮族群生態調查與保育行動計畫。行政院農業委員會林務局新竹林區管理處。

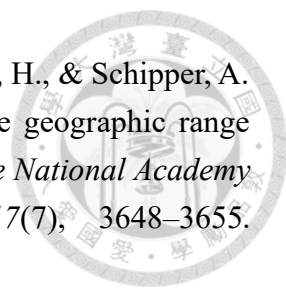
劉奇璋、張惟哲、張秉宏、許里至 (2023)。保育類飯島氏銀魮域外繁殖保種計畫。臺北市立動物園。

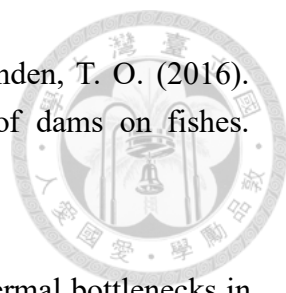
Aguilar-Santana, F. A., Schmitter-Soto, J. J., Lucano-Ramírez, G., Avila-Poveda, O. H., & Arellano-Martínez, M. (2024). Morphochromatic spectrum through gonad development stages of the razor surgeonfish, *Prionurus laticlavus* (Valenciennes, 1846) (Actinopterygii: Acanthuriformes). *Journal of Fish Biology*, 104(5), 1433–1444. <https://doi.org/10.1111/jfb.15685>

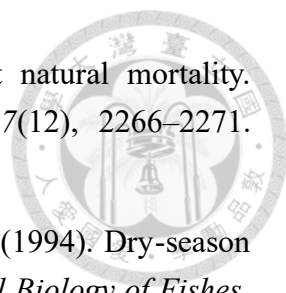
Al Mahmud, N., Rahman, H. M. H., Mostakim, G. M., Khan, M. G. Q., Shahjahan, M., Lucky, N. S., & Islam, M. S. (2016). Cyclic variations of gonad development of an air-breathing fish, *Channa striata* in the lentic and lotic environments. *Fisheries and Aquatic Sciences*, 19(1), 5. <https://doi.org/10.1186/s41240-016-0005-0>

Albert, J. S., Destouni, G., Duke-Sylvester, S. M., Magurran, A. E., Oberdorff, T., Reis, R. E., Winemiller, K. O., & Ripple, W. J. (2021). Scientists' warning to humanity on the freshwater biodiversity crisis. *Ambio*, 50(1), 85–94.
<https://doi.org/10.1007/s13280-020-01318-8>

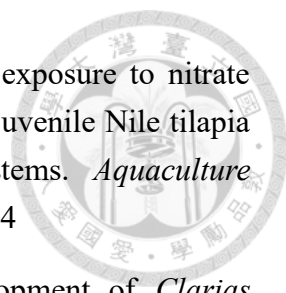
Arthington, A. H., Dulvy, N. K., Gladstone, W., & Winfield, I. J. (2016). Fish conservation in freshwater and marine realms: Status, threats and management. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, 26(5), 838–857.
<https://doi.org/10.1002/aqc.2712>

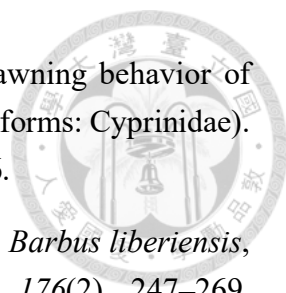
- 
- Barbarossa, V., Schmitt, R. J. P., Huijbregts, M. A. J., Zarfl, C., King, H., & Schipper, A. M. (2020). Impacts of current and future large dams on the geographic range connectivity of freshwater fish worldwide. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 117(7), 3648–3655. <https://doi.org/10.1073/pnas.1912776117>
- Beevi, K., & Ramachandran, A. (2005). Sex ratio in *Puntius vittatus* Day in the fresh water bodies of Ernakulam district, Kerala. *Zoos' Print Journal*, 20. <https://doi.org/10.11609/JoTT.ZPJ.1316.1989-90>
- Birnie-Gauvin, K., Berthelsen, C., Larsen, T., Aarestrup, K. (2023). The physiological costs of reproduction in a capital breeding fish. *Physiological and Biochemical Zoology*, 96(1), 40-52
- Byeon, H.-K. (2012). Population ecology of *Squalidus japonicus coreanus* (Cyprinidae) in the Namhan River, Korea. *Korean Journal of Environment and Ecology*, 26(3), 367–373.
- Byeon, H.-K. (2021). Ecological characteristics of Korean gudgeon, *Squalidus multimaculatus* in Cheokgwa Stream, Korea. *Korean Journal of Environment and Ecology*, 35(6), 601–608.
- Carlson, A. K., Taylor, W. W., Kinnison, M. T., Sullivan, S. M. P., Weber, M. J., Melstrom, R. T., Venturelli, P. A., Wuellner, M. R., Newman, R. M., Hartman, K. J., Zydlewski, G. B., DeVries, D. R., Gray, S. M., Infante, D. M., Pegg, M. A., & Harrell, R. M. (2019). Threats to freshwater fisheries in the United States: Perspectives and investments of state fisheries administrators and agricultural experiment station directors. *Fisheries*, 44(6), 276–287. <https://doi.org/10.1002/fsh.10238>
- Chen, I. S. (2009). Threatened fishes of the world: *Squalidus iijimae* (Oshima, 1919) (Cyprinidae). *Environmental Biology of Fishes*, 86(1), 143–144. <https://doi.org/10.1007/s10641-008-9355-5>
- Chen, I. S., & Chang, Y. C. (2007). Taxonomic revision and mitochondrial sequence evolution of the cyprinid genus *Squalidus* (Teleostei: Cyprinidae) in Taiwan with description of a new species. *Raffles Bulletin of Zoology*, 14, 69–76.
- Cooper, A. R., Infante, D. M., Daniel, W. M., Wehrly, K. E., Wang, L. Z., & Brenden, T. O. (2017). Assessment of dam effects on streams and fish assemblages of the conterminous USA. *Science of the Total Environment*, 586, 879–889. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2017.02.067>

- 
- Cooper, A. R., Infante, D. M., Wehrly, K. E., Wang, L. Z., & Brenden, T. O. (2016). Identifying indicators and quantifying large-scale effects of dams on fishes. *Ecological Indicators*, 61, 646–657. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2015.10.016>
- Dahlke, F. T., Wohlrab, S., Butzin, M., & Pörtner, H.-O. (2020). Thermal bottlenecks in the life cycle define climate vulnerability of fish. *Science*, 369(6499), 65–70. <https://doi.org/10.1126/science.aaz3658>
- Dinh, Q. M., Nguyen, T. H. D., Truong, N. T., & Nguyen-Ngoc, L. (2022). Factors regulating growth pattern and condition factor of an amphibious fish living in the Mekong Delta. *PeerJ*, 10, e13060. <https://doi.org/10.7717/peerj.13060>
- Encina, L., & Granado-Lorencio, C. (1997). Seasonal changes in condition, nutrition, gonad maturation and energy content in barbel, *Barbus sclateri*, inhabiting a fluctuating river. *Environmental Biology of Fishes*, 50(1), 75-84. <https://doi.org/10.1023/A:1007381414397>
- Flores, A., Wiff, R., Ganas, K., & Marshall, C. T. (2019). Accuracy of gonadosomatic index in maturity classification and estimation of maturity ogive. *Fisheries Research*, 210, 50–62. <https://doi.org/10.1016/j.fishres.2018.10.009>
- Fontoura, N. F., Ceni, G., Braun, A. S., & Marques, C. D. (2018). Defining the reproductive period of freshwater fish species using the gonadosomatic index: A proposed protocol applied to ten species of the Patos Lagoon basin. *Neotropical Ichthyology*, 16(2), e170006. <https://doi.org/10.1590/1982-0224-20170006>
- Gallardo, B., Clavero, M., Sánchez, M. I., & Vilà, M. (2016). Global ecological impacts of invasive species in aquatic ecosystems. *Global Change Biology*, 22(1), 151–163. <https://doi.org/10.1111/gcb.13004>
- Ganas, K., Lowerre-Barbieri, S. K., & Cooper, W. (2015). Understanding the determinate-indeterminate fecundity dichotomy in fish populations using a temperature dependent oocyte growth model. *Journal of Sea Research*, 96, 1–10. <https://doi.org/10.1016/j.seares.2014.10.018>
- Ganivet, E. (2020). Growth in human population and consumption both need to be addressed to reach an ecologically sustainable future. *Environment Development and Sustainability*, 22(6), 4979–4998. <https://doi.org/10.1007/s10668-019-00446-w>

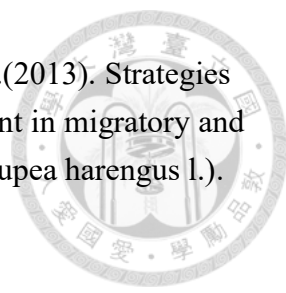
- 
- Gunderson, D. R. (1980). Using r-k selection theory to predict natural mortality. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 37(12), 2266–2271. <https://doi.org/10.1139/f80-272>
- Harikumar, S., Padmanabhan, K. G., John, P. A., & Kortmulder, K. (1994). Dry-season spawning in a cyprinid fish of southern India. *Environmental Biology of Fishes*, 39(2), 129–136. <https://doi.org/10.1007/BF00004930>
- Hayatsu, M., Tago, K., & Saito, M. (2008). Various players in the nitrogen cycle: Diversity and functions of the microorganisms involved in nitrification and denitrification. *Soil Science and Plant Nutrition*, 54(1), 33–45. <https://doi.org/10.1111/j.1747-0765.2007.00195.x>
- Hunter, J. R., Lo, N. C., & Leong, R. J. (1985). Batch fecundity in multiple spawning fishes. *NOAA Technical Report NMFS*, 36, 67–77.
- Hunter, J. R., & Macewicz, B. (1980). Sexual maturity, batch fecundity, spawning frequency and temporal pattern of spawning for the northern anchovy *Engraulis mordax*, during the 1979 spawning season. *California Cooperative Oceanic Fisheries Investigations Reports*, 21, 139–149.
- Hunter, J. R., Macewicz, B. J., Lo, N. C. H., & Kimbrell, C. A. (1992). Fecundity, spawning, and maturity of female dover sole *Microstomus pacificus*, with an evaluation of assumptions and precision. *Fishery Bulletin*, 90(1), 101–128.
- Isaac, V. J. (1988). Synopsis of biological data on the whitemouth croaker: *Micropogonias furnieri* (Desmarest, 1823). *Food & Agriculture Org.*
- Ito, T., & Hosoya, K. (2017). Re-examination of the syntypes of *Candidia barbata* (Teleostei: Cyprinidae). *Ichthyological Research*, 64(2), 256–260. <https://doi.org/10.1007/s10228-016-0560-5>
- Jisr, N., Younes, G., Sukhn, C., & El-Dakdouki, M. H. (2018). Length–weight relationships and relative condition factor of fish inhabiting the marine area of the eastern Mediterranean city, Tripoli-Lebanon. *Egyptian Journal of Aquatic Research*, 44(4), 299–305. <https://doi.org/10.1016/j.ejar.2018.11.004>
- Kamimura, Y., & Shoji, J. (2024). Highly structured habitats mitigate size- and growth-selective mortality of post-settlement juvenile fish. *Fisheries Oceanography*, 33(3), e12663. <https://doi.org/10.1111/fog.12663>

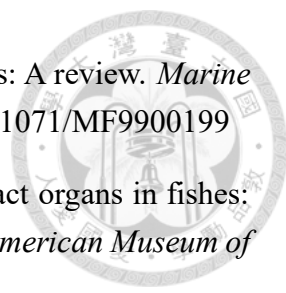
- 
- Kim, K.-M., Kwak, Y.-H., Kim, S.-Y., & Song, H.-Y. (2021). Morphological development of egg and larvae of *Squalidus japonicus coreanus* (Gobioninae). *Korean Journal of Ichthyology*, 33(4), 252–261.
- Koca, H. U. (2002). The determination of gonadosomatic index and flesh productivity of scorpion fish (*Scorpaena porcus* Linne., 1758). *Turkish Journal of Veterinary & Animal Sciences*, 26(1), 61–64.
- Kortet, R., Taskinen, J., Vainikka, A., & Ylönen, H. (2004). Breeding tubercles, papillomatosis and dominance behaviour of male roach (*Rutilus rutilus*) during the spawning period. *Ethology*, 110(8), 591–601. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0310.2004.01002.x>
- Kurobe, T., Hammock, B. G., Damon, L. J., Hung, T. C., Acuna, S., Schultz, A. A., & Teh, S. J. (2022). Reproductive strategy of delta smelt *Hypomesus transpacificus* and impacts of drought on reproductive performance. *PLoS ONE*, 17(3), e0264731. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0264731>
- Lazo-Andrade, J., Guzmán-Rivas, F. A., Barriá, P., & Urzúa, A. (2023). Variability in the energy reserves of swordfish (*Xiphias gladius*) of the southeastern Pacific Ocean: A temporal and intra-individual perspective. *Marine Environmental Research*, 190, 106081. <https://doi.org/10.1016/j.marenvres.2023.106081>
- Liew, J. H., Tan, H. H., & Yeo, D. C. J. (2016). Dammed rivers: Impoundments facilitate fish invasions. *Freshwater Biology*, 61(9), 1421–1429. <https://doi.org/10.1111/fwb.12781>
- Manubens, J., Comas, O., Valls, N., & Benejam, L. (2020). First captive breeding program for the endangered Pyrenean sculpin (*Cottus hispaniolensis* Bacescu-Mester, 1964). *Water*, 12(11), 2986. <https://doi.org/10.3390/w12112986>
- Menezes, N. A., & Marinho, M. M. F. (2019). A new species of *Tyttobrycon* Eigenmann (Characiformes: Characidae: Stevardiinae) with comments on nuptial tubercles and gill gland in characiform fishes. *PLoS ONE*, 14(7), e0217915. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0217915>
- Miki, M., Ohishi, N., Nakamura, E., Furumi, A., & Mizuhashi, F. (2018). Improved fixation of the whole bodies of fish by a double-fixation method with formalin solution and Bouin's fluid or Davidson's fluid. *Journal of Toxicologic Pathology*, 31(3), 201–206. <https://doi.org/10.1293/tox.2018-0001>

- 
- Monsees, H., Klatt, L., Kloas, W., & Wuertz, S. (2017). Chronic exposure to nitrate significantly reduces growth and affects the health status of juvenile Nile tilapia (*Oreochromis niloticus*) in recirculating aquaculture systems. *Aquaculture Research*, 48(7), 3482–3492. <https://doi.org/10.1111/are.13174>
- Mousa, M. A. (2010). Induced spawning and embryonic development of *Clarias gariepinus* reared in freshwater ponds. *Animal Reproduction Science*, 119(1–2), 115–122. <https://doi.org/10.1016/j.anireprosci.2009.12.014>
- Mozsár, A., Boros, G., Sály, P., Antal, L., & Nagy, S. A. (2015). Relationship between Fulton's condition factor and proximate body composition in three freshwater fish species. *Journal of Applied Ichthyology*, 31(2), 315–320. <https://doi.org/10.1111/jai.12658>
- Nanami, A., Sato, T., Kawabata, Y., & Okuyama, J. (2017). Spawning aggregation of white-streaked grouper *Epinephelus ongus*: Spatial distribution and annual variation in the fish density within a spawning ground. *PeerJ*, 5, e3000. <https://doi.org/10.7717/peerj.3000>
- Nishimura, T., & Tanaka, M. (2014). Gonadal development in fish. *Sexual Development*, 8(5), 252–261. <https://doi.org/10.1159/000364924>
- Önsoy, B., Tarkan, A. S., Filiz, H., & Bilge, G. (2011). Determination of the best length measurement of fish. *North-Western Journal of Zoology*, 7(1), 178–180.
- Oshima, M. (1919). Contributions to the study of the fresh water fishes of the island of Formosa. *Annals of the Carnegie Museum*, 12, 169–328. <https://doi.org/10.5962/p.34608>
- Ozaydin, O., Uçkun İlhan, D., Akalın, S., Leblebici, S., & Tosunoğlu, Z. (2007). Length–weight relationships of fishes captured from Izmir Bay, Central Aegean Sea. *Journal of Applied Ichthyology*, 23, 695–696. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0426.2007.00853.x>
- Parasiewicz, P., Belka, K., Łapińska, M., Ławniczak, K., Prus, P., Adamczyk, M., Buras, P., Szlakowski, J., Kaczkowski, Z., Krauze, K., O'Keeffe, J., Suska, K., Ligieża, J., Melcher, A., O'Hanley, J., Birnie-Gauvin, K., Aarestrup, K., Jones, P. E., & Jones, J. (2023). Over 200,000 kilometers of free-flowing river habitat in Europe is altered due to impoundments. *Nature Communications*, 14(1), 6289. <https://doi.org/10.1038/s41467-023-40922-6>

- 
- Park, K.-S., Hong, Y.-P., Choi, S.-S., & An, K.-G. (2005). The spawning behavior of Korean slender gudgeon, *Squalidus gracilis majimae* (Cypriniforms: Cyprinidae). *Korean Journal of Ecology and Environment*, 38(2), 207–216.
- Payne, A. I. (1975). The reproductive cycle, condition and feeding in *Barbus liberiensis*, a tropical stream-dwelling cyprinid. *Journal of Zoology*, 176(2), 247–269. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.1975.tb03195.x>
- Peláez Rodríguez, E., Sarma, S. S. S., & Nandini, S. (2021). Morphotype-dependent feeding responses in the guppy *Poecilia reticulata* Peters, 1859 (Class: Actinopterygii) fed zooplankton. *Aquaculture Research*, 52(2), 666–677. <https://doi.org/10.1111/are.14924>
- Person-Le Ruyet, J., & Boeuf, G. (1998). Ammonia, a potential toxic to fish: Applications to turbot. *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture*, (350–351), 393–412. <https://doi.org/10.1051/kmae:1998013>
- Phillip, D. A. T. (1993). Reproduction and feeding of the mountain mullet, *Agonostomus monticola*, in Trinidad, West Indies. *Environmental Biology of Fishes*, 37(1), 47–55. <https://doi.org/10.1007/BF00000711>
- Pimentel, D., Huang, X. W., Cordova, A., & Pimentel, M. (1997). Impact of population growth on food supplies and environment. *Population and Environment*, 19(1), 9–14. <https://doi.org/10.1023/A:1024693414602>
- Polacik, M., Vrtilek, M., Reichard, M., Zak, J., Blazek, R., & Podrabsky, J. (2021). Embryo ecology: Developmental synchrony and asynchrony in the embryonic development of wild annual fish populations. *Ecology and Evolution*, 11(9), 4945–4956. <https://doi.org/10.1002/ece3.7402>
- Pottier, G., Bargier, N., Bennevault, Y., Vigouroux, R., Azam, D., Marchand, F., Nevoux, M., & Roussel, J. M. (2022). Optimising electrofishing settings for shrimp and fish in shallow tropical streams. *Fisheries Research*, 256, 106457. <https://doi.org/10.1016/j.fishres.2022.106457>
- Pottier, G., Beaumont, W. R., Marchand, F., Le Bail, P. Y., Azam, D., Rives, J., Vigouroux, R., & Roussel, J. M. (2020). Electrofishing in streams of low water conductivity but high biodiversity value: Challenges, limits and perspectives. *Fisheries Management and Ecology*, 27(1), 52–63. <https://doi.org/10.1111/fme.12384>

- 
- Preston, S. H. (1996). The effect of population growth on environmental quality. *Population Research and Policy Review*, 15(2), 95–108.
<https://doi.org/10.1007/BF00126129>
- Radhakrishnan, D. K., AkbarAli, I., Schmidt, B. V., John, E. M., Sivanpillai, S., & Vasunambesan, S. T. (2020). Improvement of nutritional quality of live feed for aquaculture: An overview. *Aquaculture Research*, 51(1), 1–17.
<https://doi.org/10.1111/are.14357>
- Ramírez-García, A., Moncayo-Estrada, R., González-Cárdenas, J. J., & Domínguez-Domínguez, O. (2021). Reproductive cycle of native viviparous fish species (Actinopterygii: Cyprinodontiformes: Goodeidae) in a subtropical Mexican lake. *Neotropical Ichthyology*, 19(4), e210105. <https://doi.org/10.1590/1982-0224-2021-0105>
- Richter, I. A., Giacomini, H. C. A., De Kerckhove, D. T., Jackson, D., & Jones, N. E. (2022). Correcting for size bias in electrofishing removal samples. *Ecological Modelling*, 467, 109929. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2022.109929>
- Rinchard, J., & Kestemont, P. (1996). Comparative study of reproductive biology in single- and multiple-spawner cyprinid fish. I. Morphological and histological features. *Journal of Fish Biology*, 49(5), 883–894.
- Schaan, A. B., Giora, J., & Fialho, C. B. (2009). Reproductive biology of the Neotropical electric fish *Brachyhypopomus gauderio* (Teleostei: Hypopomidae) from southern Brazil. *Neotropical Ichthyology*, 7(4), 737–744. <https://doi.org/10.1590/S1679-62252009000400023>
- Schakmann, M., & Korsmeyer, K. E. (2023). Fish swimming mode and body morphology affect the energetics of swimming in a wave-surge water flow. *Journal of Experimental Biology*, 226(6), jeb244739. <https://doi.org/10.1242/jeb.244739>
- Selosse, P., & Rowland, S. (1990). Use of Common Salt to Treat Ichthyophthiriasis in Australian Warmwater Fishes. *The Progressive Fish-culturist*, 52, 124–127.
[https://doi.org/10.1577/1548-8640\(1990\)052<0124:UOCSTT>2.3.CO;2](https://doi.org/10.1577/1548-8640(1990)052<0124:UOCSTT>2.3.CO;2)
- Shahjahan, M., Kitahashi, T., & Ando, H. (2017). Temperature affects sexual maturation through the control of kisspeptin, kisspeptin receptor, GnRH and GtH subunit gene expression in the grass puffer during the spawning season. *General and Comparative Endocrinology*, 243, 138–145.
<https://doi.org/10.1016/j.ygcen.2016.11.012>

- 
- Silva, F. F. G., Slotte, A., Johannessen, A., Kennedy, J., Kjesbu, O. S. (2013). Strategies for partition between body growth and reproductive investment in migratory and stationary populations of spring-spawning atlantic herring (*clupea harengus* l.). *Fisheries Research*, 138, 71-79.
<https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.fishres.2012.07.013>
- Snyder, D. E. (2003). Invited overview: Conclusions from a review of electrofishing and its harmful effects on fish. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 13(4), 445–453.
<https://doi.org/10.1007/s11160-004-1095-9>
- Song, H.-Y., Ko, M.-H., Seo, I.-Y., Moon, S.-J., & Bang, I.-C. (2017). Morphological development of egg and larvae of *Squalidus multimaculatus* (Gobioninae). *Korean Journal of Ichthyology*, 29(1), 52–61.
- Stephens, P. A., Boyd, I. L., McNamara, J. M., Houston, A. I. (2009). Capital breeding and income breeding: Their meaning, measurement, and worth. *Ecology*, 90(8), 2057-2067.
- Stormer, J., Jensen, F. B., & Rankin, J. C. (1996). Uptake of nitrite, nitrate, and bromide in rainbow trout, *Oncorhynchus mykiss*: Effects on ionic balance. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 53(9), 1943–1950.
<https://doi.org/10.1139/cjfas-53-9-1943>
- Tytell, E. D., Borazjani, I., Sotiropoulos, F., Baker, T. V., Anderson, E. J., & Lauder, G. V. (2010). Disentangling the functional roles of morphology and motion in the swimming of fish. *Integrative and Comparative Biology*, 50(6), 1140–1154.
<https://doi.org/10.1093/icb/icq057>
- van Rijn, J. (2013). Waste treatment in recirculating aquaculture systems. *Aquacultural Engineering*, 53, 49–56. <https://doi.org/10.1016/j.aquaeng.2012.11.010>
- Voslárová, E., Pisteková, V., Svobodová, Z., & Bedánová, I. (2008). Nitrite toxicity to fish: Effects of subchronic exposure on fish growth. *Acta Veterinaria Brno*, 77(3), 455–460. <https://doi.org/10.2754/avb200877030455>
- Wang, J. T., Liu, M. C., & Fang, L. S. (1995). The reproductive biology of an endemic cyprinid, *Zacco pachycephalus*, in Taiwan. *Environmental Biology of Fishes*, 43(2), 135–143. <https://doi.org/10.1007/BF00002481>
- Warner, R. R. (1987). Female choice of sites versus mates in a coral reef fish, *Thalassoma bifasciatum*. *Animal Behaviour*, 35(5), 1470–1478.

- 
- West, G. (1990). Methods of assessing ovarian development in fishes: A review. *Marine and Freshwater Research*, 41(2), 199–222. <https://doi.org/10.1071/MF9900199>
- Wiley, M. L., & Collette, B. B. (1970). Breeding tubercles and contact organs in fishes: Their occurrence, structure, and significance. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 143(3).
- Williams, C. J., Frost, P. C., Morales-Williams, A. M., Larson, J. H., Richardson, W. B., Chiandet, A. S., & Xenopoulos, M. A. (2016). Human activities cause distinct dissolved organic matter composition across freshwater ecosystems. *Global Change Biology*, 22(2), 613–626. <https://doi.org/10.1111/gcb.13094>
- Xu, H. G., Meng, X. X., Jia, L. L., Wei, Y. L., Sun, B., & Liang, M. Q. (2020). Tissue distribution of transcription for 29 lipid metabolism-related genes in *Takifugu rubripes*, a marine teleost storing lipid predominantly in liver. *Fish Physiology and Biochemistry*, 46(4), 1603–1619. <https://doi.org/10.1007/s10695-020-00815-7>
- Yıldız, Y. (2024). The efficacy of salt treatment for *Dactylogyrus extensus* (Monogenea) infection in Carp (*Cyprinus carpio*). *Aquatic Research*, 7(1), 1-7 <https://doi.org/10.3153/ar24001>
- Yin, Y. H., Sameoto, J. A., Keith, D. M., & Flemming, J. M. (2022). Improving estimation of length–weight relationships using spatiotemporal models. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 79(11), 1896–1910. <https://doi.org/10.1139/cjfas-2021-0317>
- Zak, J., Roy, K., Dykova, I., Mraz, J., & Reichard, M. (2022). Starter feed for carnivorous species as a practical replacement of bloodworms for a vertebrate model organism in ageing, the turquoise killifish *Nothobranchius furzeri*. *Journal of Fish Biology*, 100(4), 894–908. <https://doi.org/10.1111/jfb.15021>
- Zhu, S. M., & Chen, S. L. (1999). An experimental study on nitrification biofilm performances using a series reactor system. *Aquacultural Engineering*, 20(4), 245–259. [https://doi.org/10.1016/S0144-8609\(99\)00019-9](https://doi.org/10.1016/S0144-8609(99)00019-9)
- Zohar, Y. (2021). Fish reproductive biology – Reflecting on five decades of fundamental and translational research. *General and Comparative Endocrinology*, 300, 113544. <https://doi.org/10.1016/j.ygcen.2020.113544>