

# 櫻鮭複合群演化觀點的衝突與重塑： 從日本的洄游策略到 臺灣鮭魚的百萬元獨立演化地位

圖、文 / 國立臺灣海洋大學水產養殖學系退休教授 郭金泉

專題報導

FOCUS

## 摘要

櫻鮭 (*Oncorhynchus masou*) 複合群是太平洋鮭屬 (*Oncorhynchus*) 中演化較為古老的支系。日本研究者棟方有宗提出，現存四個亞種——琵琶鮭 (ビワマス, *O. masou* subsp./*O. biwaensis*)、石川鮭 (サツキマス, *O. masou ishikawae*)、櫻鮭 (サクラマス, *O. masou masou*) 和臺灣鮭 (サラムオマス, *O. masou formosanus*)——在分化、分布與洄游行為上展現出清晰的演化序列。棟方將其視為一種從河流、湖泊到海洋，尋求最佳成長機會的生活史策略梯度，並揭示其是後來廣泛洄游的太平洋鮭屬物種的祖先型過渡角色。

本文亦納入由臺灣郭金泉教授與沈聖峰團隊所領導的臺灣研究者，利用分子生物與全基因組定序技術所得出的迥異觀點。這些突破性研究推翻了臺灣鮭魚為「殘留型亞種」的傳統定位，證實其演化上已獨立超過百萬元，並確立其學名為 *Oncorhynchus formosanus* 的獨立物種的地位。此對比不僅重塑了櫻鮭複合群的系統發生史，更為理解太平洋鮭屬的早期分化提供了關鍵證據。

## 一、日本觀點：櫻鮭複合群的 「湖泊—大洋」洄游策略梯度

### 1.1 系統分化與同心圓式分布格局

棟方有宗的觀點指出，櫻鮭複合群 (圖 1) 的分化始於約 50 萬年前 (圖 2)，其分布呈現以日本琵琶湖為中心的同心圓式分布格局 (圖 3) 擴展：

- 琵琶鮭 (ビワマス, *O. biwaensis*)：被認為是現存支系中分化最早的群體，棲息於琵琶湖周邊河川。

○註：日本水產研究・教育機構已於 2025 年正式採用 *Oncorhynchus biwaensis*，將其升格為獨立物種。

- 石川鮭 (サツキマス, *O. masou ishikawae*)：隨後分化 (約 10 萬年前)，其分布區域環繞在琵琶鮭的外圍。

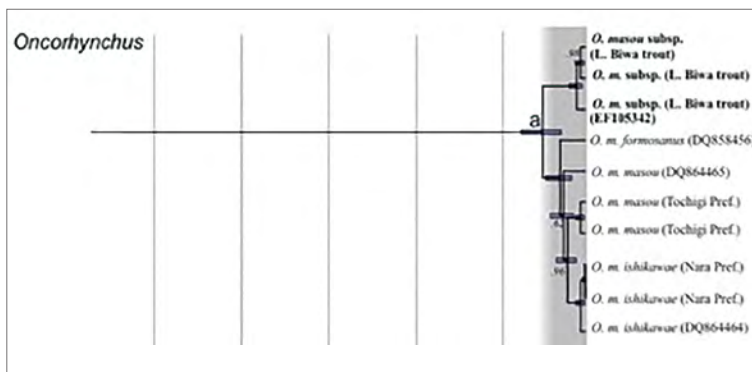


圖 1 現存櫻鮭複合群的四個亞種——琵琶鮭 (ビワマス, *O. masou* subsp.)、石川鮭 (サツキマス, *O. masou ishikawae*)、櫻鮭 (サクラマス, *O. masou masou*) 和臺灣鮭 (サラムオマス, *O. masou formosanus*) 與分布區域。

- 櫻鮭 (サクラマス, *O. masou masou*) : 最後分化 (約 10 萬年前), 分布於最外層, 洄游範圍最廣。
- 臺灣鮭 (サラマオマス, *O. masou formosanus*) : 與櫻鮭近緣, 被推測是在冰期時, 櫻鮭擴展洄游範圍南下, 隨後因海水溫度上升, 轉變為河川殘留型, 現僅存於臺灣高山山區河流中。

這種分布模式不僅反映了地理上的隔離與擴散, 更暗示了隨著演化時間的推移, 其生活史策略由淡水向更廣闊的海洋棲地利用拓展。

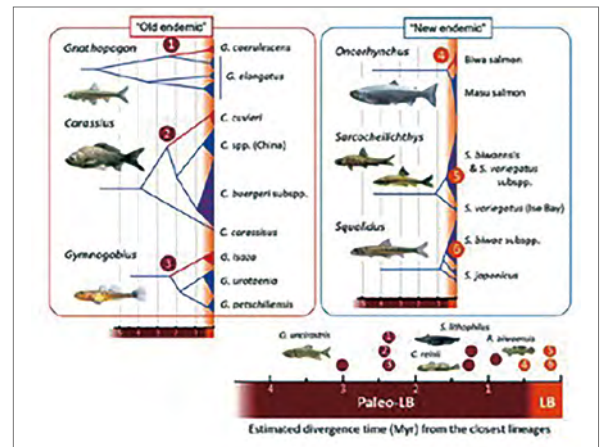


圖 2 一般日本研究櫻鮭的學者普遍認為, 櫻鮭複合群的分化始於約 50 萬年前。現存的四個櫻鮭群亞種中, 推測演化上琵琶鮭 (ビワマス, *O. masou* subsp.) 的祖先最早從共同祖先分化出來 (約 50 萬年前)。然後分化出石川鮭 (サツキマス, *O. masou ishikawae*) 和櫻鮭 (サクラマス, *O. masou masou*) (約 10 萬年前)。

### 1.2 洄游行為的驅動機制與生活史策略

櫻鮭複合群的洄游行為並非隨機, 而是由河流內的環境壓力所驅動的適應性策略:

- 降海的內在動機: 櫻鮭稚魚本質上傾向滯留於靠近產卵場的河流流域。然而, 當河流環境 (如生產力不足或種內 / 種間競爭激烈) 導致個體無法獲得足夠的成長, 以達到性成熟臨界體型時, 處於劣勢的個體才會進行銀化變態, 尋求降海 (或降湖) 洄游。
- 洄游期與溯上時間的差異: 櫻鮭複合群亞種在洄游生命週期上展現出不同的時間策略 (圖 4):
  - 琵琶鮭 (ビワマス): 降湖期最早, 洄游期長度高度可塑 (2-5 年)。因終生棲息於淡水湖, 無需發達的海水適應能力, 即使體型較小也能降湖。
  - 石川鮭 (サツキマス) 與櫻鮭 (サクラマス): 降海期較晚 (孵化後 1 至 1.5 年), 降海後, 洄游期相對固定 (約半年至一年)。

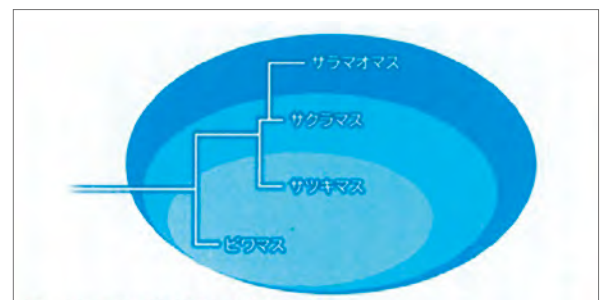


圖 3 櫻鮭複合群其分布呈現以日本琵琶湖為中心的同心圓擴展。日本學者推測演化上琵琶鮭 (ビワマス, *O. masou* subsp.) 的祖先最早從共同祖先分化出來 (約 50 萬年前)。然後分化出石川鮭 (サツキマス, *O. masou ishikawae*) 和櫻鮭 (サクラマス, *O. masou masou*) (約 10 萬年前)。然後再由櫻鮭分化出最外緣的臺灣鮭魚 (サラマオマス)。

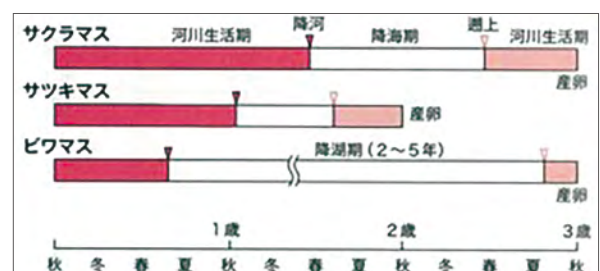


圖 4 櫻鮭複合群亞種在洄游生命週期上展現出不同的時間策略。琵琶鮭 (ビワマス): 降湖期最早, 約在孵化後數個月 (5 月左右)。作者認為這與其長期棲息在淡水湖 (琵琶湖) 的環境有關, 使其無需發達海水適應能力, 即使體型較小也能降湖, 這被視為一種對當地環境的特化, 使其降湖期早期化。琵琶鮭的降湖洄游本質上可能相當於櫻鮭和石川鮭 (サツキマス) 的河川內洄游, 且終生不再發展海水適應能力。石川鮭: 降海期約在孵化後 1 年後秋季~冬季。有人認為這是為了避開西日本海域夏季的高水溫。櫻鮭 (サクラマス): 降海期最晚, 約在孵化後 1 年半的春季。這可能與其棲息的北方河流平均水溫較低、競爭物種較少, 以及河流生產力不足導致成長速度較慢, 需要較長時間才能達到發育海水適應能力的臨界體尺寸有關。

- 越夏滯留: 在洄歸母川準備產卵時, 石川鮭和櫻鮭多選擇在春季至初夏提前溯上, 並在水流緩和的中游流域進行越夏滯留。此策略是為了避開上游產卵區在夏季枯水期的空間不足, 是一種對河流季節性環境變化的優化適應。

### 1.3 洄游範圍的演化梯度與祖先型定位 (圖 5)

櫻鮭複合群的洄游範圍隨著演化進程呈現出從窄到寬的梯度，反映了其對不同水體環境的適應：

亞種	棲地選擇	生態考量
琵琶鮭	僅限琵琶湖(淡水)	演化風險規避：在湖內達成性成熟，並可塑性失去海水適應能力，避免降海風險。
石川鮭	沿岸海域或海灣	水溫適宜區選擇：避開西日本海域夏季高水溫和黑潮影響。
櫻鮭	廣泛擴展至北太平洋和鄂霍次克海	成長與繁殖優化：通過長距離洄游，尋求最適水域，優化成長與繁殖效益。

棟方有宗強調，櫻鮭複合群由於其洄游行為具有較高的可塑性，使其成為後來分化出長期且廣泛降海洄游物種(如紅鮭 *O. nerka*、白鮭 *O. keta*、駝背鮭 *O. gorbuscha*)的祖先譜系。因此，研究櫻鮭複合群是探討太平洋鮭屬由淡水向海洋環境適應轉變的演化橋樑。

## 二、臺灣觀點： 基因組學確立臺灣鮭魚的獨立物種地位

### 2.1 日本學者的傳統觀點：臺灣鮭魚是日本櫻鮭的「殘留型亞種」

在缺乏精確基因組數據的時代，一般日本學者多基於生物地理學，將臺灣鮭魚視為櫻鮭亞種的近緣群體甚至是地方族群。他們推測，臺灣鮭是在冰期時，由廣泛洄游海洋的日本櫻鮭南下至臺灣附近，後因海水溫上升、無法返回海洋，而成為在臺灣高地河流中殘存的陸封型族群。其殘留型生活史被歸因於周邊海域高水溫導致降海的死亡風險。這種將臺灣鮭魚視為櫻鮭族群最南端、最邊緣化的亞種，是普遍合理且具代表性的推論之一。

### 2.2 分子標記的挑戰與「北方古老起源」

郭金泉(2008)等人首次運用 AFLP(擴增

片段長度多態性)分子標記技術，分析櫻鮭複合群的四個亞種。AFLP 分析成功地區分了四個亞種，並強烈支持臺灣鮭魚是高度分化的支系，確認其獨特性，應被視為「不同於櫻鮭、石川鮭和琵琶鮭」(圖 6)。

此研究最關鍵的推論在於明確否定了臺灣鮭魚源自日本櫻鮭(*O. masou masou*)的假設。相反，它支持了櫻鮭複合群的祖先可能起源於中國北方(如黑龍江)的古老湖泊。這個祖先沿冷水流南下，最終在臺灣形成陸封，將起源時間點和地理位置推向了更為古老的大陸北方。

### 2.3 突破性修正：全基因組定序的證據

沈聖峰團隊(2025)首次完成了臺灣鮭魚的全基因組定序，數據徹底推翻了其為櫻鮭亞種的傳統分類：

- 獨立物種確認：基因組分析證實，臺灣鮭魚是一個獨立的物種，而非日本櫻鮭的亞種。
- 分化時間：親緣基因組學分析顯示，臺灣鮭魚是櫻鮭複合群中最早分化的姊妹譜系。其與最近共同祖先約在 120 萬至 510 萬年前分化(圖 7)，遠早於日本學者推測的櫻鮭複合群分化時間(約 50 萬年)。
- 長期演化隔離：研究證實，臺灣鮭魚與其日本近親間已沒有可檢測到的基因流動，族群隔離至少已持續了約 5 萬年。這否定了其為櫻鮭在近冰期「降海擴散後殘留」的推論。
- 基因組結構變革：臺灣鮭魚的基因組出現了顯著的結構差異(如染色體融合)和冷適應基因家族的擴增。這些結構上的巨大差異，足以將其與日本櫻鮭區分開來。

基因組的獨特性、形態上的獨特性，以及長期的地理隔離，共同支持將臺灣鮭魚認定為一個獨立的物種(*Oncorhynchus formosanus*)。

## 結論

臺灣鮭魚不再是櫻鮭擴散旅程中的一個「南方終點」，而是比櫻鮭複合群更早分化出來的獨立演化支系。它的長期獨立演化歷史和獨特的基因組特徵，使其成為研究鮭屬物種在亞洲大陸邊緣山地河流中適應與隔離演化的活化石，具有極高的保育和學術價值。

## 主要參考文獻

1. 棟方有宗 (2025). 桜鮭はなぜ「ヤマメとサクラマス」になったのか釣りが知りたい謎を解き明かす. つり人社. 東京日本. 320 頁. ISBN : 9784864477482.
2. Gwo, J.-C., Hsu, T.-H., Lin, K.-H. and Chou, Y.-C. (2008). Genetic relationship among four subspecies of cherry salmon (*Oncorhynchus masou*) inferred using AFLP. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 48: 776–781.
3. Lee, Y. C., Shen, Z. Y., Lin, W. R., et al. (2025). Eco-genomic analysis uncovers precision-conservation targets for the western Pacific's southernmost salmonid. *bioRxiv* 2025.09.09.675276; doi: <https://doi.org/10.1101/2025.09.09.675276>.
4. Tabata, R., Kakioka, R., Tominaga, K., Komiya, T. and Watanabe, K. (2016) Phylogeny and historical demography of endemic fishes in Lake Biwa: the ancient lake as a promoter of evolution and diversification of freshwater fishes in western Japan. *Ecology and Evolution*, 6, 2601–2623.

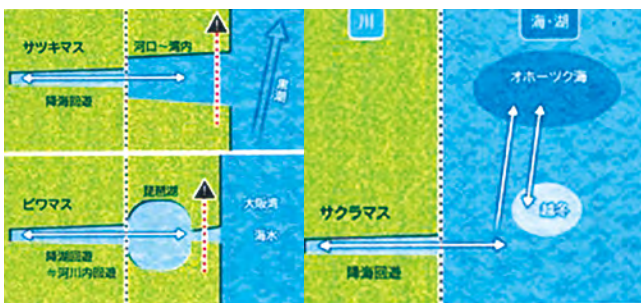


圖 5 櫻鮭複合群的洄游範圍隨著演化進程呈現出從窄到寬的梯度，反映了其對不同水體環境的適應。櫻鮭群降海（湖）後的洄游範圍：琵琶鮭：洄游範圍最窄，僅限於琵琶湖內。石川鮭：主要在母川的河口域或連接的海灣等沿岸海域洄游。櫻鮭：降海後沿日本海或太平洋北上，最大可達鄂霍次克海的廣大海域洄游。櫻鮭的洄游範圍在櫻鮭群中是最廣的。琵琶鮭：推測是演化過程中海水適應能力可塑性地消失，以及在琵琶湖內就能性成熟，避免了降海的風險。石川鮭：洄游受黑潮（及其水溫）影響，使其在秋季降海成為主流，並選擇留在水溫適宜的母川附近沿岸海域，以避開黑潮域較高的水溫。櫻鮭：洄游範圍廣大，是為了選擇水溫環境和攝食環境兩者平衡的最適水域，最終利用北太平洋的攝食和水溫環境來優化自身的代謝和成長。

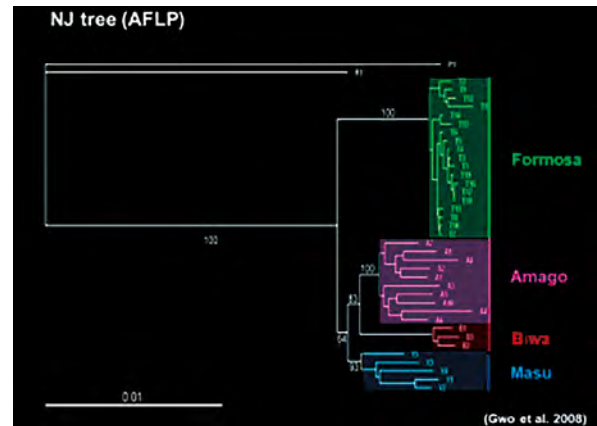


圖 6 郭金泉等 (Gwo et al., 2008) 不支持臺灣鮭魚源自日本櫻鮭 (*O. masou masou*) 的假說。相反地，他們支持臺灣鮭魚的祖先可能起源於東北亞大陸的黑龍江（額爾古納河，Amur River）流域的一個古代湖泊。其祖先可能沿冷水流向南遷徙，通過日本海和東海，並陸封在臺灣。將臺灣鮭魚的起源時間和地理位置推向了更為古老的大陸北方支系。

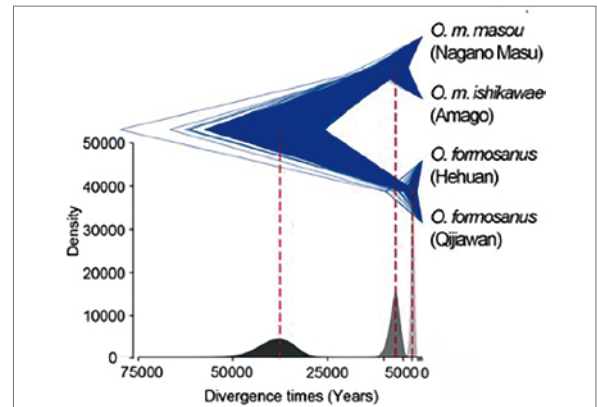


圖 7 沈聖峰研究團隊估計臺灣鮭已與日本櫻鮭分化超過一百萬年，且在大約 5 萬年內沒有可檢測到的基因流動。臺灣鮭魚 (*Oncorhynchus formosanus*) 已累積了大量的染色體融合和與冷適應相關的基因家族擴增，使其足以被認定為一個獨立物種，而非日本櫻鮭的一個亞種。



棟方有宗 (2025) 桜鮭はなぜ「ヤマメとサクラマス」になったのか釣りが知りたい謎を解き明かす. つり人社. 東京日本. 320 頁 ISBN : 9784864477482. (引用日文圖 1、3、4、5)