

臺灣產鮭魚的發現過程和學名的演變

Discovery of Salmon in Taiwan and the Evolution of Its Scientific Name

郭金泉 國立臺灣海洋大學水產養殖系

Gwo, Jin-Chywan Department of Aquaculture, National Taiwan Ocean University

臺灣鮭魚 (*Oncorhynchus formosanus*; Formosa landlocked salmon, 臺灣鈎吻鮭) 屬於鮭形目、鮭科、太平洋鮭屬，原本被歸類為櫻鮭的亞種之一。櫻鮭 (*Oncorhynchus masou*; Cherry salmon, Masu salmon, 櫻花鈎吻鮭) 的自然分布一般侷限於東北亞太平洋沿岸 (中國東北、韓國、日本、俄國東岸) 和部分北極海地區 (西伯利亞) 北緯30度以北的水域。而臺灣鮭魚則棲息於亞熱帶地區的臺灣中部，北緯24.4度海拔1千8百公尺處，為櫻鮭及其它太平洋鮭屬魚類在西太平洋分佈的最南限 (圖1)。據推測臺灣鮭魚於冰河時期洄游至臺灣，在冰河消退後，受水溫及地形變動等因素陸封於高山溪流，為一冰河孑遺物種，具有其獨特的生物地理學價值，在學術研究上意義重大。

1917年10月18日臺灣總督府大島正滿技師的助手青木起雄，檢視羅東四季薰 (汴久、臺灣日治時期行政區劃中一種特殊制度，在原住民部落未設街庄，由郡役所直接管轄，郡役所警察課於各社設立警察分室管理。即今宜蘭縣大同鄉四季村。) 津崎友松巡查 (警察)

送來原住民捕獲自大甲溪撒拉茂 (サラム、今霧社) 一尾全長33.5公分、去內臟、鹽醃、部分腐壞的雄性鮭科魚類。青木起雄為畢業自日本水產講習所 (現在的日本東京海洋大學) 養殖科的魚類專家。他除了通知當時正留學美國史丹福大學 (Stanford University)，跟隨魚類學泰斗喬丹 (David Starr Jordan) 博士攻讀碩士的上司一大島正滿外，也親自記錄、拍照，將此大發現首度發表在隔月 (11月份) 出刊的《臺灣水產雜誌》第23號 (詳細記錄並附相片) (圖2)、《臺灣博物學會報》第32號 (短報) 及12月份的《水產研究誌》第12號 (日本水產講習所發行的學術雜誌)，記載發現臺灣鮭魚 (鱒) 的新聞。但他並未命名此魚，僅以臺灣產鱒魚稱之。雖然大島正滿將此訊息轉報喬丹指導教授，喬丹卻以亞熱帶的臺灣不可能生存鮭科魚類而一笑置之。

1918年11月大島正滿學成回臺歸建中央研究所，為了採集活體樣本證實此魚類學的大發現，1919年3月由臺中進入中央山脈親赴大甲溪源頭。可惜當時日本統治者和原住民關係劍拔弩張，大島終究未獲日本警察的入山許可實地採集。幸好，長崎警部贈送飼養於霧社警察局池子的一尾14.8公分未成熟的幼魚，此魚目前仍保存於美國加州科學院 (California Academy of Sciences)，採集日期3月15日，採集者大島正滿；採

集地霧社 (Musha)，標本編號SU23054) 即成為歷史見證。於是大島詳細手繪33.5公分、去內臟、鹽醃、部分腐壞的雄性鮭科魚類，描述特徵，寫成英文論文，並附以學名 *Salmo saramao* Jordan & Oshima，回報喬丹恩師。喬丹此時才被說服，相信亞熱帶的臺灣確實存在且棲息鮭科魚類的事實，隨後投稿到預訂1919年4月出刊的《美國費城自然科學院期刊》(Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia)；然而喬丹可能擅自將學名改成 *Salmo formosanus* Jordan and Oshima，而且此兩頁的短文只附成魚的圖像 (圖3)。從此臺灣鮭魚便以其身為冷水性魚種，卻孑遺於亞熱帶臺灣的高山溪流之珍貴特殊與稀少性，引起世人關注，只是其學名的演變亦是幾經波折。

大島正滿同時也在同年把兩尾 (成熟雄魚和幼魚) 圖繪以學名 *Salmo saramao* Jordan & Oshima sp. nov. 和サラムア (日本名) 命名 (圖4)，用日文書寫單獨掛名發表於六月份的《臺灣農事報》(13卷第六號、通卷第151號) 和《臺灣博物學會報》第40號；然而可能是《費城自然科學院期刊》第71卷122~124頁印刷延誤的緣故，陰陽差錯，不然以國際動物命名規定臺灣鮭魚採用 *Salmo saramao* 當學名應該比 *Salmo formosanus* 早。1934年，大島根據新獲得標本上的鱗相和新鮮活體體側有

紅點的轉述，再次將臺灣鮭魚學名改為 *Oncorhynchus formosanus*。

1935年7月，大島才有機會再度親自前往大甲溪上游，這次他由宜蘭翻越思源埡口，終於如願以償直抵大甲溪源頭的有勝溪和七家灣溪踏查。採捕及檢視臺灣鮭魚多尾活體樣本，可惜7月非臺灣鮭魚成熟季節所以沒有成熟樣本。他目睹活魚體側沒紅點判斷臺灣鮭和日本櫻鮭的河川殘留型 (residency) 應是同種，學名再改為 *Oncorhynchus masou*。Behnke 等 (1962) 自臺灣取得五尾鮭魚樣本，與自日本採集之櫻鮭及收藏於當時史丹福大學的共模樣本SU23059 (實際應為SU23054) 比較後認為，臺灣可能存在不只一種的鮭魚。1985年，渡部正雄和林淵霖前往大甲溪上游多個地點進行採集。在比較60多個採集到的樣本後，確認臺灣僅有一種鮭魚，便是現今的臺灣鮭魚。他倆以外形和解剖等計數形質比較臺灣鮭魚和日本櫻鮭家族的樣本後，認為臺灣鮭魚屬於櫻鮭之亞種，並將臺灣鮭魚的學名改為 *Oncorhynchus masou formosanus*。

根據渡部正雄和林淵霖 (1985) 的報告，櫻鮭家族 (*Oncorhynchus masou* complex) 應存在四個有效的亞種，分別為櫻鮭 (*Oncorhynchus masou masou*)；石川鮭 (*O. m. ishikawae*)；琵琶鮭 (*O. m. subsp.*) 及臺灣鮭魚 (*O. m.*



圖1 臺灣鮭魚棲息於亞熱帶地區的臺灣中部大甲溪上游北緯24.4、海拔1千8百公尺處，為櫻鮭及其它太平洋鮭屬魚類在西太平洋分佈的最南限 (引用自森田健太郎 (2017) 發現臺灣鮭魚100年研討會論文集)

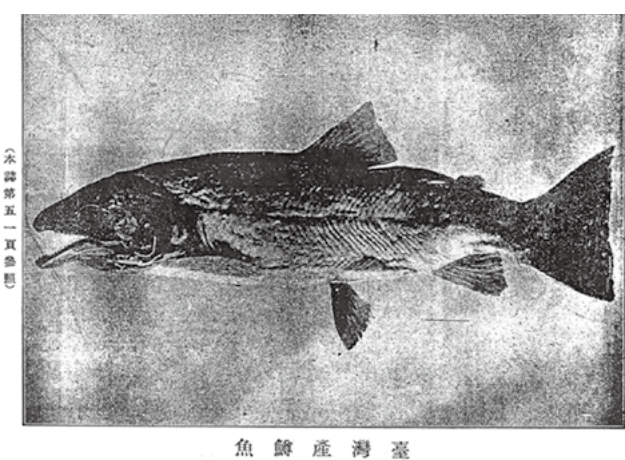


圖2 青木起雄首先於1917年11月份出刊的臺灣水產雜誌第23號 (詳細記錄並附相片)，記載發現臺灣鮭魚的新聞。但他並未命名此魚，僅以臺灣產鱒魚稱之 (引用自青木 起雄。1917a。台灣にも鱒を産す (豫報)。台灣水產雜誌。第23號：第51~54頁。臺灣產鱒魚相片一張。)

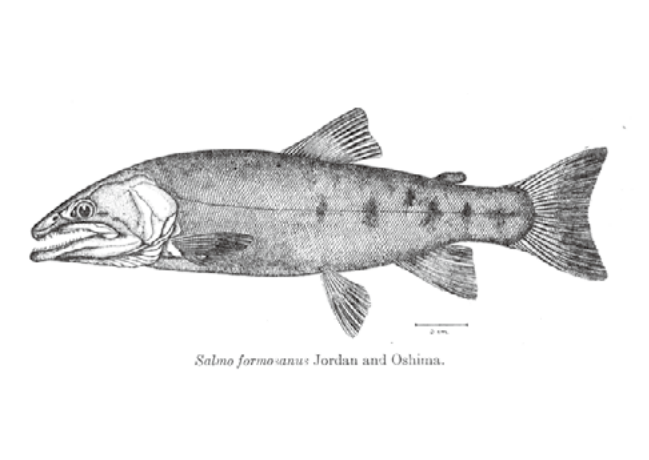


圖3 引用自Jordan, D.S. & M.. Oshima (1919). *Salmo formosanus*, a new trout from the mountain streams of Formosa. Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia, 71: 122-124

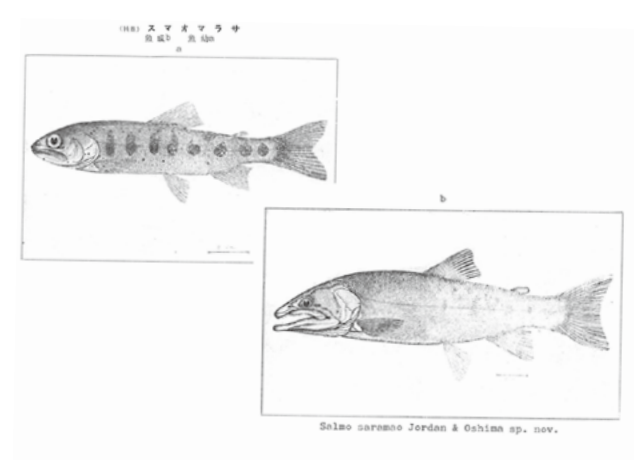


圖4 引用自大島正滿 (1919)，臺灣に産する鱒の一新種に就て。臺灣農事報。151，第14-16頁

formosanus)。由於四個櫻鮭亞種形態上十分相近，Benhke 等(1962)及渡部正雄和林淵霖(1985)皆認為臺灣鮭魚應屬於櫻鮭亞種。日本近畿大學教授細谷和海(Hosoya)則認為臺灣鮭魚僅是櫻鮭(*O. masou masou*)的地域族群(local population)。由於形態學數據難以重建櫻鮭家族的演化關係，因此分子數據成為判定分類地位的重要佐證。日本東京大學教授沼知健一(Numachi)等(1990)，首先以限制酶切位分析粒線體，認為臺灣鮭魚應源自形態上最為相近的櫻鮭，後來曾晴賢等(2006)分析臺灣鮭魚，與來自日本不同地區櫻鮭樣本的粒線體控制區域(Control region; D-loop)序列，也認為臺灣鮭魚在遺傳上並不具有獨特性，是櫻鮭的地域族群之一。筆者研究團隊早在2006年已經將太平洋鮭屬(*Oncorhynchus*)八個物種，包括日本櫻鮭3個亞種與臺灣鮭魚粒線體DNA全數解開，並發表在Fourteenth Symposium on Recent Advances in Cellular and Molecular Biology。後來更於2010年5月2日在臺灣大學舉行的兩岸魚類學術交流研討會，以「粒線體全序列分析有解開櫻鮭家族的親緣關係嗎？」為題探討過此議題(圖5)。結論是即使使用粒線體全序列，臺灣鮭魚仍糾結於櫻鮭家族，無解！這也是若干臺灣研究者企圖以粒線體DNA當成分類唯一聖杯的謬誤。

由於亞種層級的類群，常因為演化時間不夠長及其

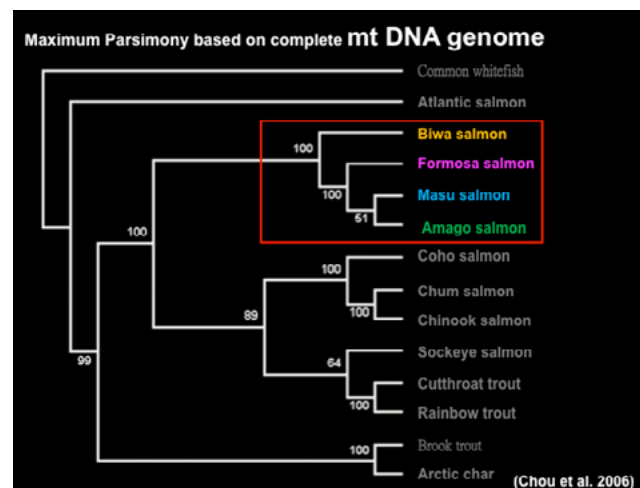


圖5 引用自徐德華(2014)臺灣鮭魚 *Oncorhynchus formosanus* 的演化及保育研究國立臺灣海洋大學水產養殖所博士論文

祖先本身具有高度變異，使得各亞種的成員間仍處於譜系排序的階段(Lineage sorting)，或由於雜交種可育成的情況下，發生漸滲造成基因樹與物種樹不一致的情況。此外由於粒線體為母系遺傳，幾乎不發生重組。因此，即便使用多個粒線體DNA上的基因，仍被視為同一個位點，研究者多建議應搭配多個核DNA的數據，方可得到較穩定可靠的結果。有鑑於粒線體DNA說服力的不足，筆者研究團隊率先以AFLP研究櫻鮭家族的親緣關係，嘗試解開臺灣鮭魚的身世之謎。結果發現，臺灣鮭魚為櫻鮭最早分化出之亞種，其次為櫻鮭，最後是琵琶鮭和石川鮭，並非先前Numachi等(1990)推論的臺灣鮭魚應源自日本櫻鮭(圖6)。我們認為臺灣鮭魚應是起源於櫻鮭家族之共同祖先(並非起源自日本櫻鮭)，亦即櫻鮭家族共同祖先的一支游到臺灣，另一支游往日本。除此之外，此核DNA的結果亦支持臺灣鮭魚並非櫻鮭之地域族群；同時也排除臺灣鮭魚是近代(日治時代)引進

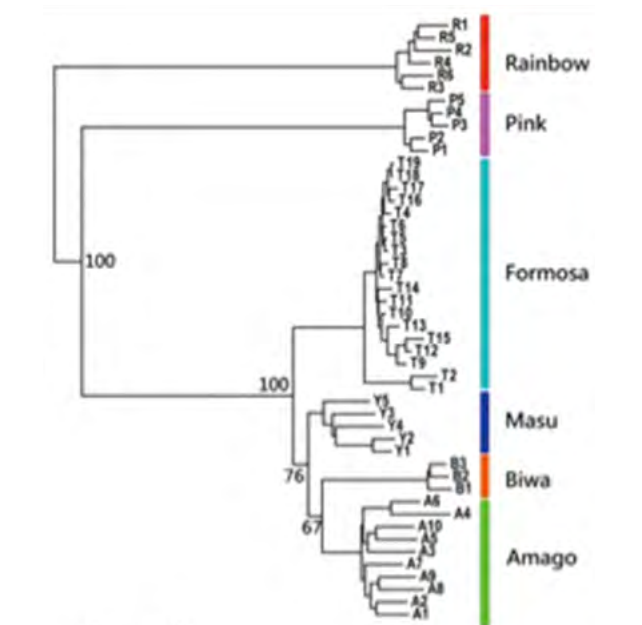


圖6 以鄰接法(Neighbor-joining method)建構的六種鮭魚演化樹圖。AFLP數據以PHYLIP軟體進行分析(RESTDIST計算遺傳距離，SEQBOOT進行1000次重覆)，並以虹鱒(rainbow trout)做為外群(outgroup)，Bootstrap值標於各分枝旁(只顯示大於50的Bootstrap值)。虹鱒(*Oncorhynchus mykiss*): R1~R6, Rainbow; 石川鮭(*O. masou ishikawae*): A1~A10, Amago; 櫻鮭(*O. masou masou*): Y1~Y5, Masu; 琵琶鮭(*O. masou* subsp.): B1~B3, Biwa; 臺灣鮭魚(*O. formosanus*): T1~T19, Formosa; 華太鮭(*O. gorbusha*): P1~P5, Pink salmon(引用自徐德華(2014)臺灣鮭魚 *Oncorhynchus formosanus* 的演化及保育研究博士論文)

之外來物種的可能性。隨後2009年日本京都大學教授中坊徹次(Nakabo 2009)採用本研究團隊的發表(圖7)，在以計數形質分析櫻鮭家族的親緣關係時，亦支持臺灣鮭魚為最早分化之櫻鮭家族成員，甚至早於在日本九州出土的太平洋鮭魚化石(fossil *Oncorhynchus*; Uyeno等(2000)認為此化石標本與琵琶鮭(Biwa masu)最為相近、圖8)。

然而，櫻鮭家族的親緣關係論戰仍持續。海洋大學研究團隊以AFLP分析的結果支持臺灣鮭魚與日本櫻鮭家族(琵琶鮭、石川鮭、櫻鮭)分開；而粒線體全序列分析的結果卻發現臺灣鮭魚混雜夾在櫻鮭家族之間。日本中坊徹次教授以計數形質分析，也認為臺灣鮭魚與日本櫻鮭家族截然不同，顯示目前以不同方法

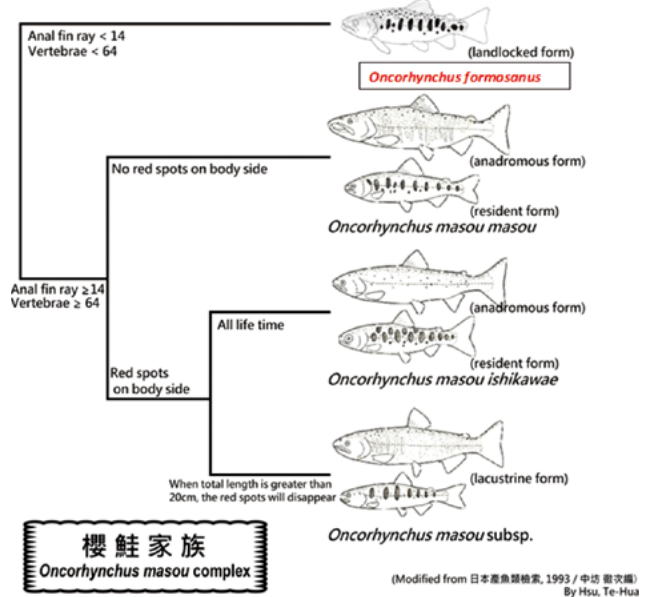
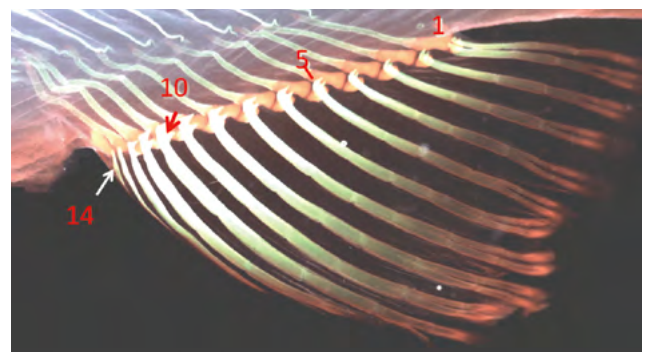


圖7 引用自郭金泉、沈曼雯、鄭先祐(編撰)(2010)臺灣鮭魚與櫻鮭誌(Formosa Landlocked Salmon and Masu Salmon Monograph)。天空數位圖書出版。利用臺灣鮭魚脊椎骨數目少於64個，與臀鰭鰭條數目少於14條的計數形質，可以區別臺灣鮭魚和其他櫻鮭家族成員

所重建的櫻鮭家族演化親緣關係仍未有定論，期待更多的形態學(細胞、骨骼、染色體等)及分子研究提供更多證據。臺灣鮭魚可能不是分化最早或最為原始的類群，但由於其分化時間最久，且再次與日本櫻鮭家族類群交流的可能性已近乎零。因此將臺灣鮭魚視為一獨立物種更為合理。

至於臺灣鮭魚的學名，中坊徹次教授(Nakabo 2009)使用 *Oncorhynchus formosanus* 稱呼臺灣鮭魚，他認為臺灣鮭魚不是櫻鮭家族之亞種，應獨立為一新種。筆者研究團隊亦曾發表分子標記(多個AFLP與微衛星DNA標記)和計數形質(脊椎骨與臀鰭鰭條數目)論文，強調藉此可區別臺灣鮭魚與其它的櫻鮭家族成員，支持臺灣鮭魚應獨立列為新種。2010年本人和臺灣魚類分類學者何宜慶博士，基於臺灣鮭魚獨特的生態地理分布、形態、分子數據的觀點，向動物命名學報(BZN; Bulletin of Zoological Nomenclature)正式提出捨棄 *Salmo saramao* (因為此學名超過50年沒使用)此學名，且臺灣鮭魚學名應修正為 *Oncorhynchus formosanus* 的意見，受嚴格審查並獲同意，文稿登於2010年12月(Ho and Gwo, 2010)。

我們期待考古學界或其它魚類學專家可以提供化石證據，填補研究臺灣鮭魚遺失的神祕一環，最終能更完整地解開臺灣鮭魚的身世之謎，藉此同時促進保育臺灣鮭魚的成功。

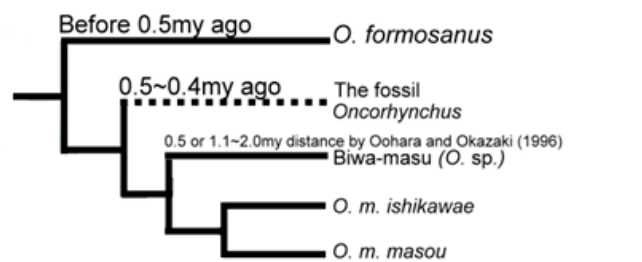


Fig. 6. Hypothetical phylogeny of the *Oncorhynchus masou* complex including "the fossil *Oncorhynchus*".

圖8 日本京都大學教授中坊 徹次(Nakabo)以計數形質分析櫻鮭家族的親緣關係時，認為臺灣鮭魚(*O. formosanus*)為最早分化之櫻鮭家族成員，甚至早於在日本九州出土的太平洋鮭魚化石(fossil *Oncorhynchus*)