

從耳石的日周輪來看歐洲鰻及美洲鰻的分離迴游機制

曾萬年¹

摘要

美洲鰻(*Anguilla rostrata*)和歐洲鰻(*Anguilla anguilla*)的產卵場皆位於西北太平洋亞熱帶地區的藻海(Sargasso Sea)。上述兩鰻種的柳葉鰻(leptocephali)幼生係分別順著墨西哥灣流，及北大西洋洋流系統輸送到北美及歐洲。爲了瞭解這兩鰻種幼生分道迴游的機制，本研究探討了六個採自北美沿岸河口域及五個採自歐洲沿岸河口域的鰻線標本，利用耳石日輪增長量(Daily Growth Increments 簡稱 DGIs)及其微化學特徵，據以找出柳葉鰻變態爲玻璃鰻(Glass eel)時的變態日齡(Tm)、抵岸日齡(Tt)、變態後至抵岸時間(Tt-m)、及體成長率(Gt)等參數。

結果顯示：(1)美洲鰻的平均變態日齡大約爲 200 天左右就能從柳葉鰻型態變態成爲玻璃鰻型態，然而此時的歐洲鰻卻還停留在柳葉鰻型態；(2)歐洲鰻的平均變態日齡估計約在 350 天左右，大約比美洲鰻多了將近 150 天；(3)根據洋流的流速判斷，這 150 天的差距足夠把歐洲鰻從美洲送到歐洲，顯見這兩種鰻的分離與其變態日齡有絕對的關係；及(4)歐洲鰻的體成長率(Gt)爲 0.149mm/day，美洲鰻的 Gt 爲 0.213mm/day。

總結來說，發育階段的移行速率與成長速度呈反比。成長快變態早，反之則晚。換言之，歐洲鰻以降低成長速率的方式來延遲柳葉鰻變態的時間，以便其柳葉鰻能做更長距離的迴游以到達歐洲地區。

前言

鰻魚(*Anguilla* spp)，是屬於陸海迴游性魚類(Diadromous fishes)。全世界總共有 18 種，美洲鰻(*A. rostrata*)及歐洲鰻(*A. anguilla*)分布在北大西洋，其餘皆分布在印度洋及太平洋一帶(Castle and Williamson, 1974; Tesch, 1977)。台灣地區總共有四種鰻魚，分別爲日本鰻(*A. japonica*)、鱸鰻(*A. marmorata*)、西里伯斯鰻(*A. celebesensis*)及短鰭鰻(*A. bicolor pacifica*)，後兩者較罕見(Tzeng, 1982; Tzeng and Tabeta, 1983)。

鰻魚在所有魚類中，是屬於生活史比較特殊的種類。發育階段分爲卵期(Egg stage)、柳葉鰻(Leptocephalus)、玻璃鰻(Glass eel)、鰻線(Elver)、黃鰻(Yellow eel)及銀鰻(Silver eel)等五個階段(Bertin, 1956)。棲息的環境隨著發育階段不同而改變。每一種鰻魚都有自己的生活圈，但迴游的方式都一樣。其共同的特徵就是在大洋中產卵，孵化之後的柳葉鰻順著洋流輸送到生長地的陸棚地區，然後變態成爲玻璃鰻進入沿岸域，接著向河口域集中，接觸到淡水之後，體表出現黑色素胞，稱之爲鰻線，進入河川生長的期間稱之爲黃鰻，成熟之後，身體變成銀灰色，稱之爲銀鰻，銀鰻降河產卵之後即死亡(Tesch, 1977)。Fig. 1 是鰻魚的生活史示意圖。

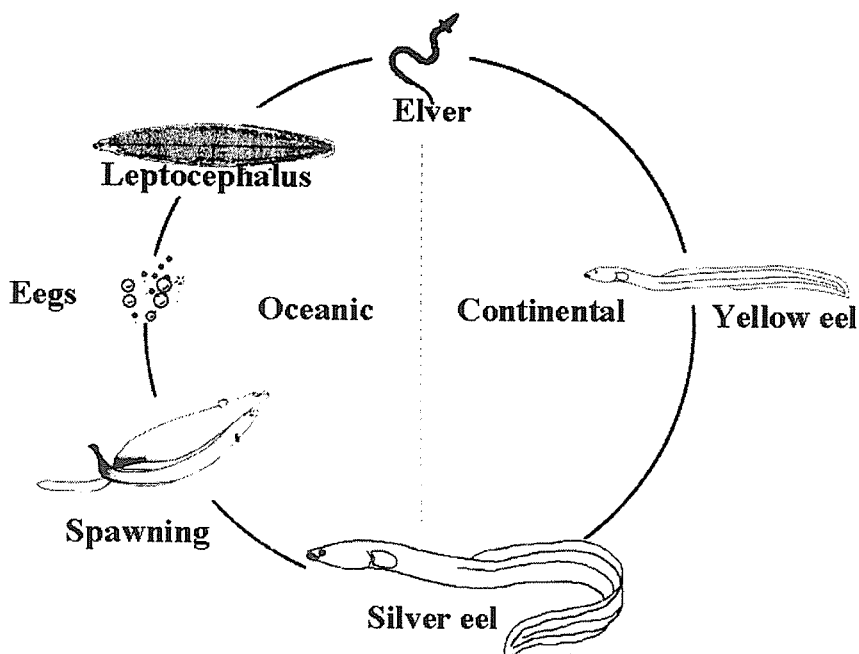


Fig. 1 Life cycle of the eel. The major life stages are indicated (modified from Dekker1999).

鰻魚從產卵場到河口域的初期生活史部分，因海上採樣困難，且花費昂貴，所得到的標本非常少，因此海洋生活史部分所知非常有限(Tsukamoto and Umezawa, 1990; Liao et al. 1996)。但是，每年冬季有大量的鰻線會湧到河口域，採集非常容易(Tzeng, 1985)。因此利用鰻線耳石上所紀錄的訊息，是重現鰻魚初期生活史最好的材料(Tabeta et al., 1987; Tzeng, 1990; Tzeng and Tsai, 1992;1994)。

本文是利用在美洲及歐洲地區所採集的鰻線，透過鰻線的耳石微細構造及微化學的分析，推算其日齡及成長率，以期瞭解美洲鰻及歐洲鰻從產卵場到河口域的分離洄游機制。

方法與結果

一、耳石的微細構造

耳石位於魚類內耳的聽囊內，共有三對，分別是通囊(Utriculus)內的礫石(Lapillus)、小囊(Sacculus)內的扁平石(Sagitta)及壺囊(Lagena)內的星狀石(Astericus)(Fig. 2)。耳石是生物礦化作用(Biomineralization)所形成的碳酸鈣結晶。耳石會隨著魚體生長速率的日週期及年週期的節律變化，分別出現日周輪及年輪記號。因此，耳石就如同時間記錄器，可以用來測定魚類的日齡、年齡及成長速率。耳石上的年輪，在一百多年前就已發現，而且用在年齡及成長的研究，有也一段很長的歷史。日周輪是近年來，耶魯大學的一位地質學家 Pannella(1971)研究海洋沉積物時偶然發現的。因為日周輪的發現，生物學家能夠了解魚類每天的生活情形及其遭遇的環境，魚類初生活史的研究因此往前邁進了一大步 (Secor et al., 1995)。

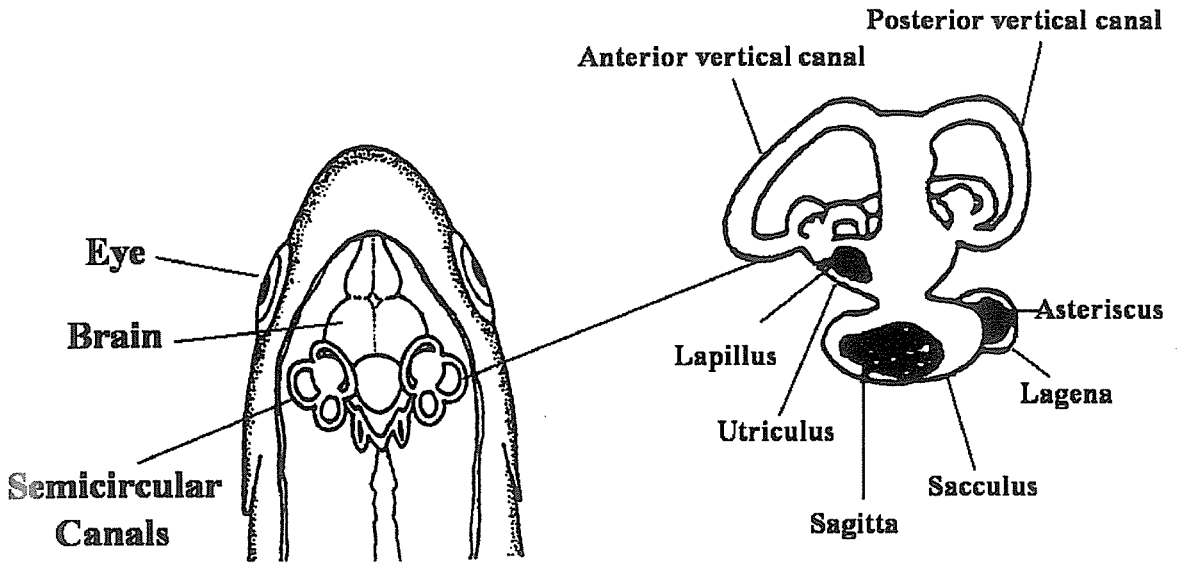


Fig. 2 Dorsal view of the head of a typical teleost with special reference to the location of otoliths (Asteriscus, Lapillus, and Sagitta) in the vestibular apparatus (modified from King 1995).

Fig. 3 是在掃描式電子顯微鏡下所呈現的美洲鰻鰻線的耳石(扁平石)的微細構造(Wang and Tzeng, 1998)。由耳石的核心到邊緣，可以看到明暗相間的日周輪(Daily growth increment)，日周輪是由一個成長帶(Incremental zone，明帶)及一個不連續帶(Discontinuity zone，暗帶)所組成的雙重構造(Bipartite structure) (Tzeng and Yu, 1988)，一個日周輪形成的時間大約為 24 小時，因此由日周輪的數目可以推算魚類的日齡(Tzeng and Yu, 1989; 1992; Martin, 1995)。另外，耳石上也可看到發育階段變化所留下的痕跡，由內而外，依序為孵化輪(HC)、第一次攝食輪(FFC)、從柳葉鰻變成玻璃鰻時所形成的變態輪(MC)以及到達河口時的鰻線輪(EC)等幾個明顯的地標點。鰻魚在孵黃囊期仔魚(Yolk sac larva)之前是靠來自母體的卵黃維持生活，不會出現日周輪，開始攝餌之後，即每天形成一個日周輪。仔魚在卵黃用盡時，死亡率非常高，稱之為危險期(Critical period)。根據鰻線耳石上的地標點及日周輪數，可以推算柳葉鰻的變態日齡、鰻線的抵岸日齡、以及成長率等初期生活史資訊。

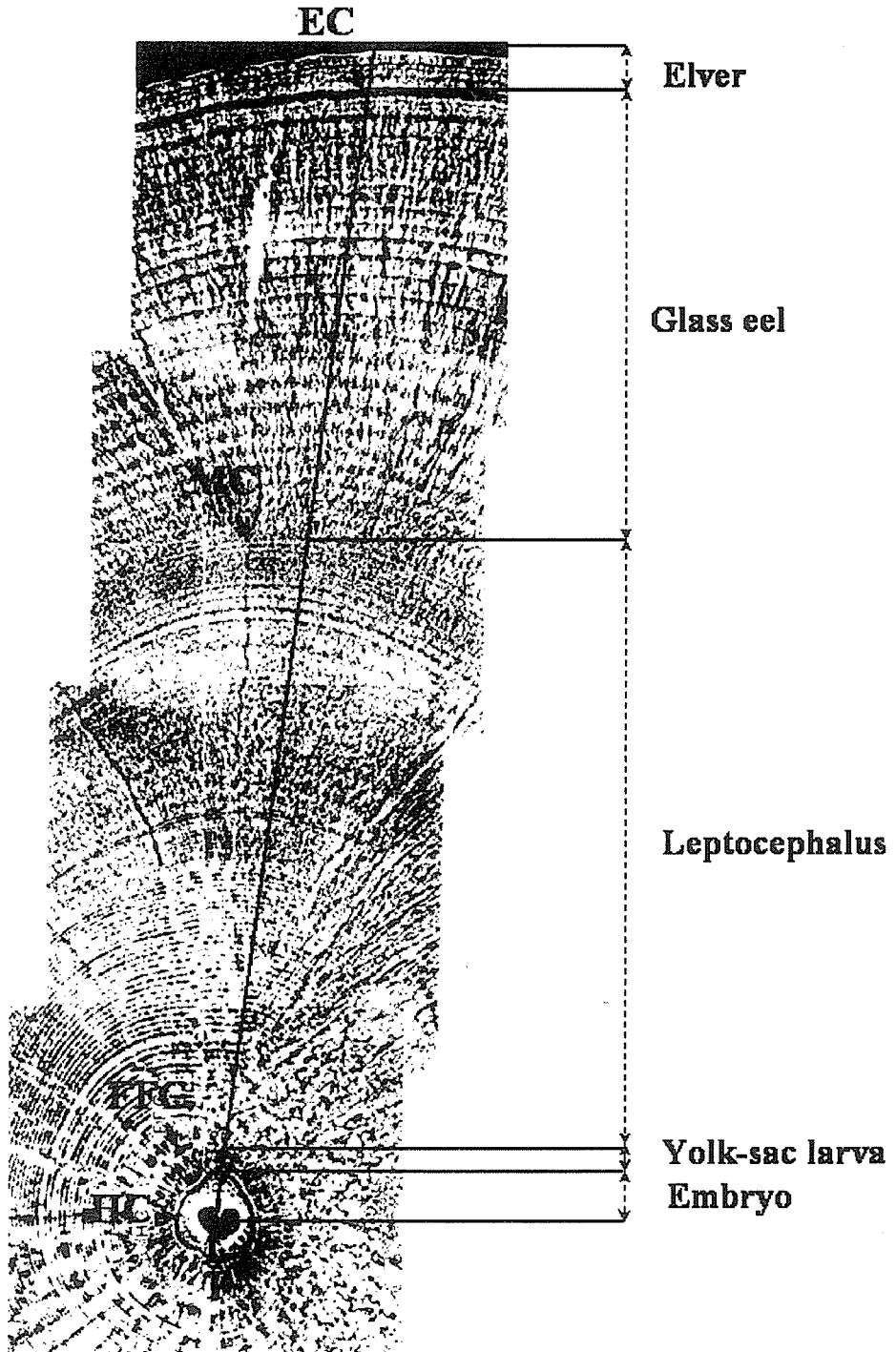
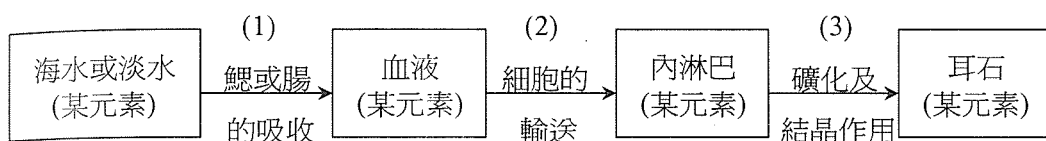


Fig. 3 Daily growth increments in otolith and the growth checks deposited during life stage transition of an American eel elver (49.4mm) collected from Haiti (EC: elver check; FFC: first feeding check; HC: hatching check; MC: metamorphosis check; P: primordium) (modified from Wang and Tzeng, 1998).

二、耳石的微化學

耳石主要由碳酸鈣(CaCO_3)及非膠原性的有機基質(Non-collagenous organic matrix)所組成。日周輪的成長帶部分，含較多的 CaCO_3 ，而不連續帶則含較多的有機基質。耳石中，總共可以測到 31 種元素(不含放射性元素 Th 及 Ra)，主要元素為組成 CaCO_3 的 C、Ca 及 O，次要元素為 Na、Sr、K、S、N、Cl 及 P(>100ppm)，以及 20 種以上的微量元素(<100ppm) (Campana, 1999)。就重量組成而言， CaCO_3 約佔 96.2%，有機質 3.1%，次要及微量元素合起來還不到 1%。次要及微量元素的含量雖然少，但在魚類洄游環境史的研究上，卻扮演著非常重要的角色。

水中的元素是經由魚體吸收，血液及內淋巴的輸送，然後才沉積在耳石上，其過程如下：



水中的元素沉積到耳石上時，元素的比率會發生改變。因為元素通過上列(1)~(3)個介面時，會有不同的選擇性，其選擇性以分布係數(D, Distribution Coefficient)表示如下：

$$D = \frac{\text{耳石中的某元素}(\%)}{\text{海水中的某元素}(\%)}$$

當 $D=1$ 時，表示元素通過上述介面沒有選擇性； $D=0$ 時，表示水中的元素完全無法進入耳石。Na、K 及 Cl 等元素的 $D < 0.05$ ，Sr 大約 0.14，某些微量元素可達到 0.25 或接近 1.0。

水中的元素要進入耳石是一個非常複雜的過程，但是有些元素，例如 Sr，因與耳石的重要成分 CaCO_3 中的 Ca 同是二價的鹼土族元素，而且離子半徑及化學特性很相似，很容易取代 Ca 而沉積在耳石中。海水中的 Sr 濃度為 $8.7 \times 10^{-5} \text{M}$ ，淡水為 $9 \times 10^{-7} \text{M}$ ，相差約 100 倍。因此，由耳石中 Sr 濃度的時間系列變化，可以知道鰻魚在海水及淡水之間的洄游環境史(Otake et al., 1994; Tzeng, 1995; 1996; Tzeng and Tsai, 1994; Tzeng et al., 1997; 1999; 2000; Tsukamoto et al., 1998)。

耳石的元素濃度測定，最常用的儀器為電子微探儀(EPMA, Electron Probe Micro-Analyzer)。當電子微探儀的電子束的入射電子打在耳石切面上，會產生兩種 X-射線，其一為由散射電子(Emitted electron)所產生的連續 X-射線，其二為離軌的彈性散射電子(Ejected orbital electron)回到原來的軌道時，所產生的特徵 X-射線(Characteristic X-ray) (Fig. 4)。扣除連續 X-射線的背景值之後，由特徵 X-射線的波長及能量與標準試樣者比對，便可計算出耳石中的元素的種類及重量百分比(Goldstein et al., 1981)。

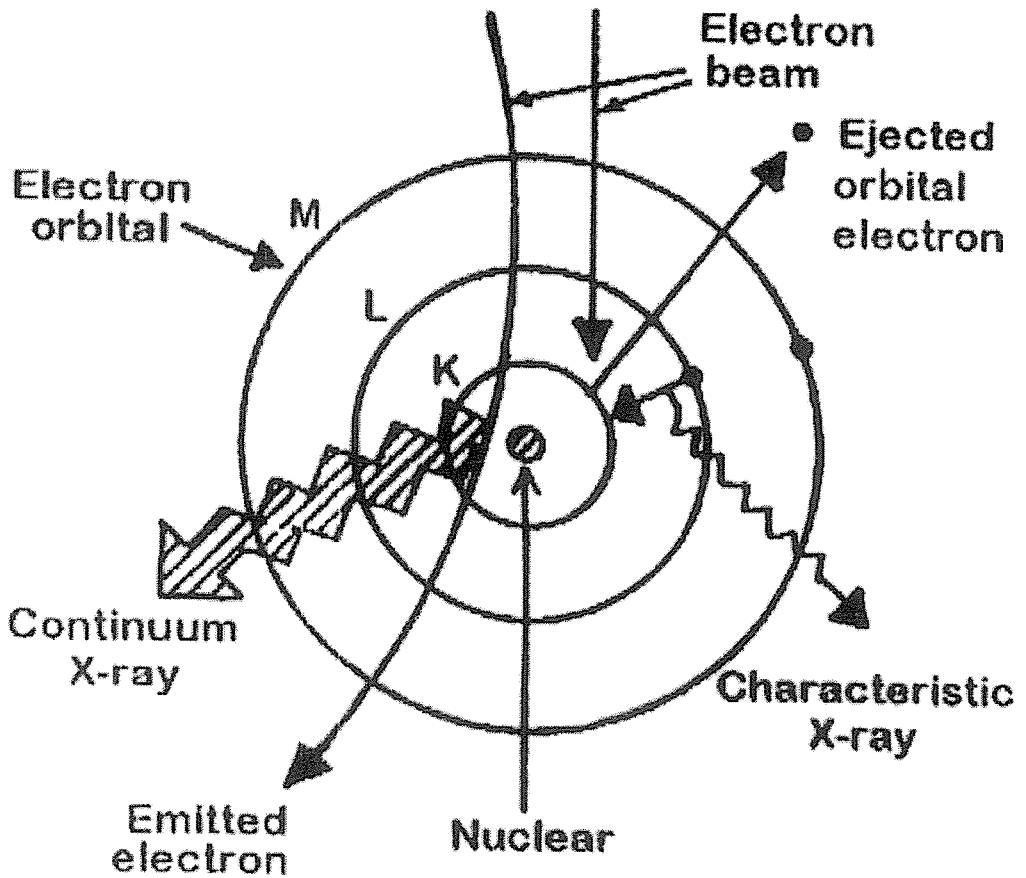


Fig. 4 Generation of the characteristic X-ray of an element in otolith by EPMA (modified from Lin 1989).

三、耳石 Sr/Ca 比的變化

Fig. 5 是在淡水河口採集到的一尾體長 56.2 mm 的鰻線耳石中的 Ca 和 Sr 濃度及 Sr/Ca 比的時間序列變化(Tzeng and Tsai, 1994)。耳石的核心(Primodium)是有機基質成分，Ca 及 Sr 的濃度較低。隨後 Ca 很快上升並且維持恆定；但 Sr 則逐漸上升，在柳葉鰻變態時期到達最高點，隨後又急速下降，然後維持在低水準。Sr/Ca 比與 Sr 的變化趨勢一致。如前所述，耳石中 Sr 濃度的變化可反應環境中 Sr 濃度的變化。換言之，柳葉鰻在外洋中 Sr/Ca 比非常高，變態之後進入低鹽度的沿岸水域，逐漸往淡水方向移動，Sr/Ca 比明顯下降，鰻線進入河川後，Sr/Ca 比就維持一定的低水準。因此，由耳石 Sr/Ca 比的變化可以知道鰻魚的洄游環境史，若配合耳石上的日周輪數，還可知道柳葉鰻變態的日齡。

曾萬年

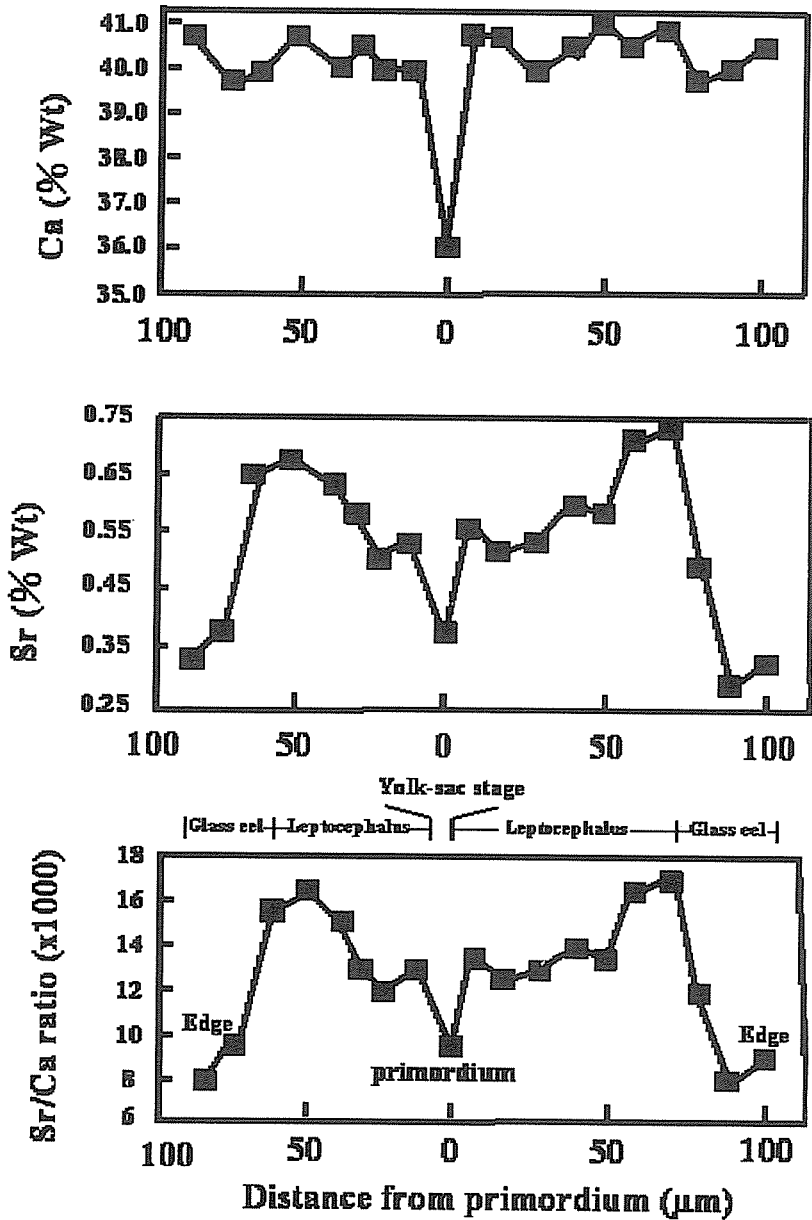


Fig. 5 Calcium (Ca) and Strontium (Sr) concentration and Sr/Ca ratio scanned from primordium to otolith edge of a Japanese eel elver (56.2mm) collected from the Tanshui River estuary of northern Taiwan (modified from Tzeng and Tsai 1994).

結論及建議

一、歐洲鰻與美洲鰻的分離洄游假說

美洲鰻(*A. rostrata*)及歐洲鰻(*A. anguilla*)在相同的外洋地方產卵，最後卻各自回到北美洲及歐洲的內陸水域生長。從產卵場到河口域的洄游過程中，洋流及個體發生學究竟扮演什麼樣的角

色，從耳石的記錄上，是否可以看出什麼線索呢？

美洲鰻及歐洲鰻的產卵場大約在美國佛羅里達州東方 2,000~3,000 公里的外洋，也就是藻海 (Sargasso Sea) 的附近產卵。一般的海是鄰接陸地，但是藻海卻在大洋中，是由不同海流圍繞，而且大量的馬尾藻聚集而得名。在此誕生的美洲鰻及歐洲鰻就順著洋流系統 North Equatorial Current – Gulf Stream – North Atlantic Current 分別輸送到北美及歐洲的河口域 (Fig. 6)。問題是美洲鰻怎麼知道到了北美沿岸之後，該離開洋流系統了，而歐洲鰻還要繼續乘著洋流往前進，直到歐洲沿岸為止。從產卵場到河口域的洄游過程中，鰻魚從柳葉鰻變態成爲玻璃鰻，柳葉鰻的體型爲柳葉狀，表面積大，順著洋流作長距離漂流，非常省力，但是到了生長地的大陸棚時，如果沒有適時地變態成爲流線型的玻璃鰻，而脫離強勁的洋流進入沿岸水域的話，可能就要走上不歸路。因此，變態日齡是決定美洲鰻與歐洲鰻進入北美洲或歐洲的主要關鍵。

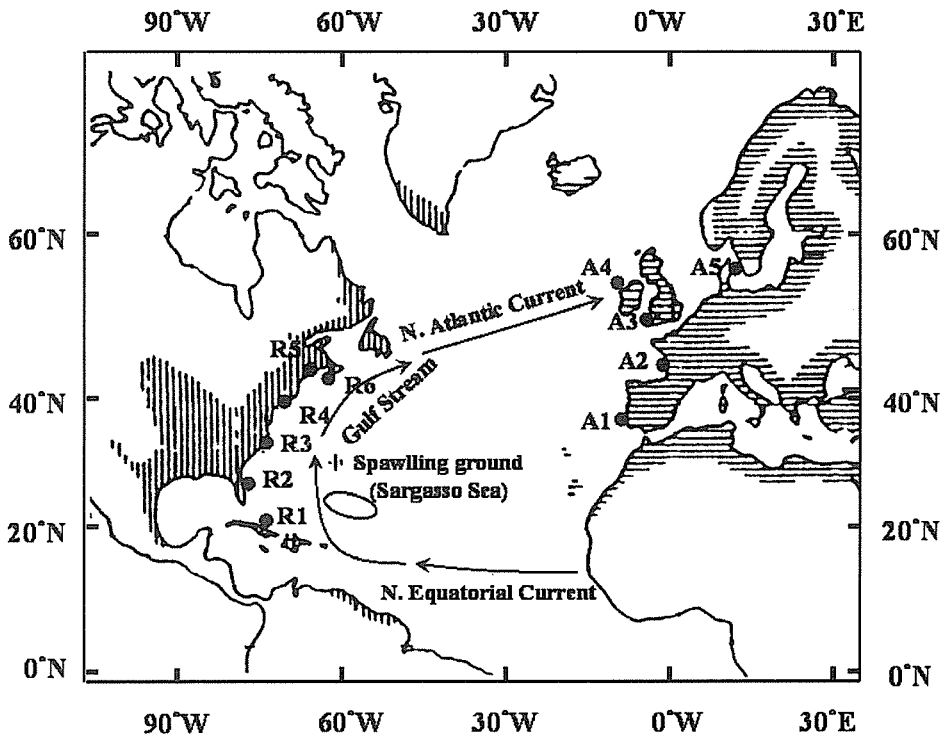


Fig. 6 Sampling sites of elvers of *A. rostrata* (R1: Haiti; R2: Florida; R3: North Carolina; R4: Rhode Island; R5: New Brunswick; R6: Nova Scotia) and *A. anguilla* (A1: Portugal; A2: France; A3: England; A4: Ireland; A5: Sweden), and the distribution areas of adult eel (|| *A. rostrata*; ≡, *A. anguilla*) (modified from Tesch 1977; Wang and Tzeng 2000).

爲了證明這一點，我們分別從美洲沿岸及歐洲沿岸採集剛剛到達河口域的鰻線標本 (Fig. 6)。利用前述耳石日周輪輪寬及 Sr/Ca 比的變化特徵，找出耳石的變態輪位置，然後由日周輪數分別計算兩種鰻魚的柳葉鰻的變態日齡 (Tm)、變態後至抵岸時間 (Tt-m)、鰻線的抵岸日齡 (Tt) 以及體成長率 (Gt) (Table 1)。

Table 1. Total length (TL) and daily age of elvers of *A. rostrata* and *A. anguilla* at estuarine arrival (Tt), daily age at metamorphosis from leptocephalus to glass eel (Tm), the time between metamorphosis and estuarine arrival (Tt-m) and somatic growth rate (Gt) of the elvers (Sampling sites in Fig.1) (modified from Wang and Tzeng 2000)

Sampling sites	TL (mm)		Age (days), Mean±S.D.				Gt (mm d ⁻¹)	
	n	Mean±S.D.	n	Tt	Tm	Tt-m	n	Mean±S.D.
<i>A. anguilla</i>								
A1	50	68.61±3.02	8	467.7±26.66	397.1±26.98	70.6±7.30	2	0.142±0.006
A2	100	66.76±3.47	13	455.4±43.93	350.9±37.59	97.8±17.89	9	0.145±0.013
A3	170	64.98±2.97	11	420.0±38.25	318.5±27.22	101.5±18.91	6	0.157±0.017
A4	57	66.36±2.77						
A5	63	68.11±2.58	24	444.6±39.09	346.8±36.62	104.5±23.55	5	0.152±0.010
Overall (μ_1)	440	66.42±3.01	56	447.7±41.67	350.2±40.43	97.5±22.44	22	0.149±0.014
<i>A. rostrata</i>								
R1	115	47.79±2.33	25	241.6±18.51	209.3±20.20	32.7±4.44	20	0.201±0.024
R2	54	49.03±2.58	4	247.8±16.24	214.0±14.35	33.8±3.86	4	0.192±0.182
R3	50	48.19±2.87	21	220.4±33.22	188.8±29.14	31.7±5.84	16	0.210±0.021
R4	100	58.52±2.83	26	251.8±16.62	189.5±19.63	62.2±11.13	18	0.232±0.026
R5	67	59.99±3.15	17	272.3±15.72	192.7±20.33	79.6±14.07	14	0.219±0.021
R6	93	59.64±2.42	32	283.5±18.18	211.4±20.75	72.2±12.17	17	0.211±0.026
Overall (μ_2)	479	54.22±2.65	125	255.3±30.24	200.2±23.84	55.1±21.85	89	0.213±0.026
Difference ($\mu_1 - \mu_2$)		12.20		192.4	150.0	42.4		-0.064
Probability		< 0.001		< 0.001	< 0.001	< 0.001		< 0.001

結果發現美洲鰻誕生之後，平均 200 天左右就在大洋中從柳葉鰻變態成為玻璃鰻，變態之大約經過 55 天左右，就進入河口地區。換句話說，美洲鰻孵化之後，平均 255 天左右，就可以從產卵場漂游到北美洲。但是美洲鰻到達時，歐洲鰻卻還在柳葉鰻階段，並且繼續順著北大西洋洋流往歐洲方向前進。歐洲鰻的變態日齡為 350 天，足足比美洲鰻晚了 150 天左右 (Table 1)。從洋流的流速來看，150 天的差距足夠把歐洲鰻從美洲送到歐洲。因此兩種鰻的分離洄游與其變態日齡有絕對的關係。

造成兩種鰻魚變態日齡差異的原因是什麼呢？一般而言，發育階段的移行速率與成長速率呈反比 (Tzeng, 1990)。成長快變態早，反之則晚。歐洲鰻的平均成長速率 ($0.149 \pm 0.014 \text{ mm d}^{-1}$) 明顯比美洲鰻慢 ($0.213 \pm 0.026 \text{ mm d}^{-1}$)。換言之，歐洲鰻以降低成長速率的方式來延遲柳葉鰻變態的時間，以便其柳葉鰻能做更長距離的洄游，才能保證到達歐洲地區 (Wang and Tzeng, 2000)。雖然歐洲鰻的仔魚成長速率慢，但是其到達歐洲沿岸河口時的體長 ($66.42 \pm 3.01 \text{ mm}$) 卻比美洲鰻者 ($54.22 \pm 2.65 \text{ mm}$) 大，主要原因是歐洲鰻的海洋仔魚期 (447.4 天) 比美洲鰻長 (255.3 天) (Table 1)。

二、今後展望

耳石可記錄魚類每天的生活訊息，例如：變態日齡、成長速度及發育階段的移行速率等。這些生活訊息，可以利用光學顯微鏡或電子顯微鏡把它重現出來，因此有人把耳石比喻為電腦光碟的唯讀記憶體 (CD ROM)。另外，耳石在成長過程中，會沉積生活環境中的各種元素，這些元素有如 DNA 遺傳基因密碼的鹼基配對，因此也有人把耳石上的元素分布比喻為指紋圖 (Finger print)。總而言之，耳石在魚類生活史上的應用，已經不是如過去在水產資源學的研究上，只用來做為年齡查定的工具，其用途遠超過我們的想像。相信隨著電子顯微鏡、電子微探儀以及高解析度偶合電漿質譜儀 (HR-LA-ICPMS) 的普遍應用，還會從耳石發掘更多魚類的生活史秘密。

參考文獻

- Bertin, L. (1956) *Eel – a biological study*. Cleaver-Hume Press, London.
- Campana, S.E. (1999) Chemistry and composition of fish otoliths, pathways, mechanisms and applications. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **188**, 263-297.
- Castle, P. H. J., G. R. Williamson (1974) On the validity of the fresh water eel species *Anguilla ancestralis* Ege, from Celebes. *Copeia*, **2**, 569-570.
- Goldstein, J.I., D.E. Newbury, P. Echlin, D.C. Joy, C. Fiori and E. Lifshin (1981) *Scanning Electron Microscopy and X-ray Microanalysis-A Text for Biologists, Materials Scientists, and Geologists*. Plenum Press, New York and London.
- Liao, I.C., C. L. W. N. Tzeng, S. T. Hwang, C. L. Wu, C. H. Wang and Y. T. Wang (1996) The first time of leptocephali of Japanese eel *anguilla japonica* collected by Taiwanese researchers. *J. Taiwan Fish. Res.* **4**(2), 107-116.
- Martin, M. H. (1995) Validation of daily growth increments in otolith of *Anguilla rostrata* (Le Sueur) elvers. *Can. J. Zool.*, **73**, 208-211.
- Otake, T., T. Ishii, M. Nakahara and R. Nakamura (1994) Drastic changes in otolith strontium/Calcium ratios in leptocephali and glass eels of Japanese eel *Anguilla japonica*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **122**, 189-193.
- Pannella, G. (1971) Fish otolith, daily growth layers and periodical patterns. *Science*, **173**, 1124-1127.
- Secor, D.H., J.M. Dean and S.E. Campana (1995) *Recent Developments in Fish Otolith Research*. University of South Carolina Press.
- Tabeta, O., K. Tanaka, J. Yamada and W.N. Tzeng (1987) Aspects of the early life history of the Japanese eel *Anguilla japonica* determined from otolith microstructure. *Bull. Jap. Soc. Sci. Fish.*, **41**, 129-136.
- Tesch, F.W. (1977) *The Eel-Biology and Management of Anguillid Eels*. Chapman & Hall, London.
- Tsukamoto, K and A. Umezawa (1990) Early life history and oceanic migration of the eel, *Anguilla japonica*. *Lar mer.*, **28**, 188-198.
- Tsukamoto, K., I. Nakai and W.V. Tesch (1998) Do all freshwater eels migrate. *Nature* **396**, 635-636.
- Tzeng, W.N. (1982) New record of the elver, *Anguilla celebesensis* Kaup, from Taiwan. *Bioscience*, **19**, 57-66.
- Tzeng, W.N. (1985) Immigration timing and activity rhythms of the eel, *Anguilla japonica*, elvers in the estuary of northern Taiwan, with emphasis on environment influences. *Bull. Jap. Soc. Fish. Oceanogr.*, **47/48**, 11-28.
- Tzeng, W.N. (1990) Relationship between growth rate and age at recruitment of *Anguilla japonica* elvers in a Taiwan estuary as inferred from otolith growth increments. *Mar. Biol.*, **107**, 75-81.
- Tzeng, W.N. (1995) Migratory history recorded in otoliths of the Japanese eel, *Anguilla japonica*, elvers as revealed from SEM and WDS analyses. *Zool. Stud.*, **34** (Suppl. 1), 234-236.
- Tzeng, W.N. (1996) Effects of salinity and ontogenetic movements on strontium, calcium ratios in the otoliths of the Japanese eel, *Anguilla japonica* Temminck and Schlegel. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, **199**, 111-122.
- Tzeng, W.N. and O. Tabeta (1983) First record of the short-finned eel *Anguilla bicolor pacifica* elvers from Taiwan. *Bull. Jap. Soc. Sci. Fish.*, **49**(1), 27-32.
- Tzeng, W.N. and Y.C. Tsai (1992) Otolith microstructure and daily age of *Anguilla japonica* Temminck & Schlegel elvers from the estuaries of Taiwan with reference to unit stock and larval migration. *J. Fish Biol.*, **40**, 845-857.
- Tzeng, W.N. and Y.C. Tsai (1994) Changes in otolith microchemistry of the Japanese eel, *Anguilla*

- japonica*, during its migration from the ocean to the rivers of Taiwan. *J. Fish Biol.*, **45**, 671-684.
- Tzeng, W.N. and S.Y. Yu (1988) Daily growth increments in otoliths of milkfish, *Chanos chanos* (Forsskål), larvae. *J. Fish Biol.*, **32**, 495-504
- Tzeng, W.N. and S.Y. Yu (1989) Validation of daily growth increments in otolith of juvenile milkfish, *Chanos chanos* (Forsskål), by oxytetracycline labeling. *Trans. Am. Fish. Soc.*, **118**, 176-182.
- Tzeng, W.N., S.Y. Yu (1992) Effects of starvation on the formation of daily growth increments in the otoliths of milkfish, *Chanos chanos* (Forsskål), larvae. *J. Fish Biol.*, **40**, 39-48.
- Tzeng, W.N., K.P. Severin and H. Wickström (1997) Use of otolith microchemistry to investigate the environmental history of European eel *Anguilla anguilla*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **149**, 73-81.
- Tzeng, W.N., C.H. Wang and H. Wickström (2000) Occurrence of the semi-catadromous European eel *Anguilla anguilla* in the Baltic Sea. *Mar. Biol.*, **137**, 93-98.
- Tzeng, W.N., K.P. Severin, H. Wickström and C.H. Wang (1999) Strontium bands in relation to age marks in otoliths of European eel *Anguilla anguilla*. *Zool. Stud.*, **38(4)**, 452-457.
- Wang, C.H. and W.N. Tzeng (1998) Interpretation of geographic variation in size of American eel, *Anguilla rostrata* (Le Sueur), elvers on the Atlantic coast of North America by their life history and otolith ageing. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **168**, 35-43.
- Wang, C.H. and W.N. Tzeng (2000) The timing of metamorphosis and growth rates of American and European eel leptocephali: A mechanism of larval segregative migration. *Fish. Res.*, **46**, 191-205.

Segregative Migration of American and European eel as Revealed by Daily Growth Increments in otolith

Wann-Nian Tzeng¹

ABSTRACT

American eel (*Anguilla rostrata*) and European eel (*A. anguilla*) spawned in Sargasso Sea in the subtropical northwestern Atlantic Ocean. Their larvae, leptocephali, are transported by the Gulf Stream and North Atlantic Current system to the North America and Europe, respectively. To understand the mechanism of segregative migration of the eel larvae, daily growth increments (DGIs) and microchemistry in otoliths of elvers collected from 6 estuaries in North America and 5 estuaries in Europe were examined. The age at metamorphosis from leptocephalus to glass eel (T_m), age at estuarine arrival (T_t), the time between metamorphosis and estuarine arrival ($T_t - m$), and the somatic growth rate (G_t) of the elvers were calculated from the DGIs. The mean T_m of American eel was approximately 200 d, but at these ages the European eel was still at the stage of leptocephalus. The T_m of European eel was approx. 350 d. The difference in age at metamorphosis between American eel and European eel was approximately 150 d. The delayed metamorphosis of 150 d was enough to let European eel larvae to be transported from North America to Europe by the oceanic current. Accordingly, T_m is considered to be a key factor in determining the segregative migration of the eel larvae. The mean G_t of European eel was 0.149 mm/day, approximately half that of American eel (0.213 mm/day). European eel evolves the strategy to delay metamorphosis by reducing growth rate that enable it to segregatively migrate with American eel.

1. Department of Zoology, National Taiwan University, Taipei, Taiwan, 10617 ROC