

會寫日記的魚類

—從鰻魚耳石的日週輪及微化學分析談起—

曾萬年

國立台灣大學理學院動物學系

魚類的內耳迷路中有三對耳石(Otolith)，耳石與魚體同步成長。耳石的增大速率，俱有生物時鐘(Biological clock)的概日韻律(Circadian rhythm)現象，於是出現日週輪。由耳石的日週輪可以推算其生日、日齡及成長。耳石的主要成份為碳酸鈣(CaCO_3)，碳酸鈣在沉積過程中鈣(Ca)會被物化性質相近的銣(Sr)所取代，而取代量又與外在環境條件(如水溫、鹽度)有關，因此由耳石的Sr/Ca比的時間變化，可以回推其洄游環境的水溫及鹹淡水之間的洄游過程。換言之，魚類會把過去的生活履歷記錄在耳石內。

一、魚類的日記寫在哪裡？

打開魚類的頭蓋骨之後，我們可以看到位於眼窩後方與腦連接的聽囊內的三個半規管(Semicircular canals)及耳石(Fig. 1)。魚類有三對耳石，分別稱之為礫石(Lapillus)，扁平石(Sagitta)及星狀石(Asteriscus)。三對耳石分別位於通囊(Utriculus)，小囊(Sacculus)及壺(Lagena)內(Secor et al., 1991)。魚類的日記就寫在耳石內。

二、耳石的微細構造及日週輪

耳石的外觀接近橢圓形，其剖面圖可以看到很多同心圓，每一個同心圓，形成的週期為24小時，故稱之為日週輪。由日週輪的數目，可以知道魚類的日齡及回推其生日。每一個日週輪，包括一層生長層(Incremental zone)及一層不連續層(Discontinuous zone)，前者主要成分為碳酸鈣，後者主要為有機質。

耳石內的日週輪，一般在透光顯微鏡下就能看清楚。但耳石太厚或日週輪成長太慢時，就必須經過適當的處理及高倍率放大之後，才能看得清楚。鰻魚的耳石，經樹

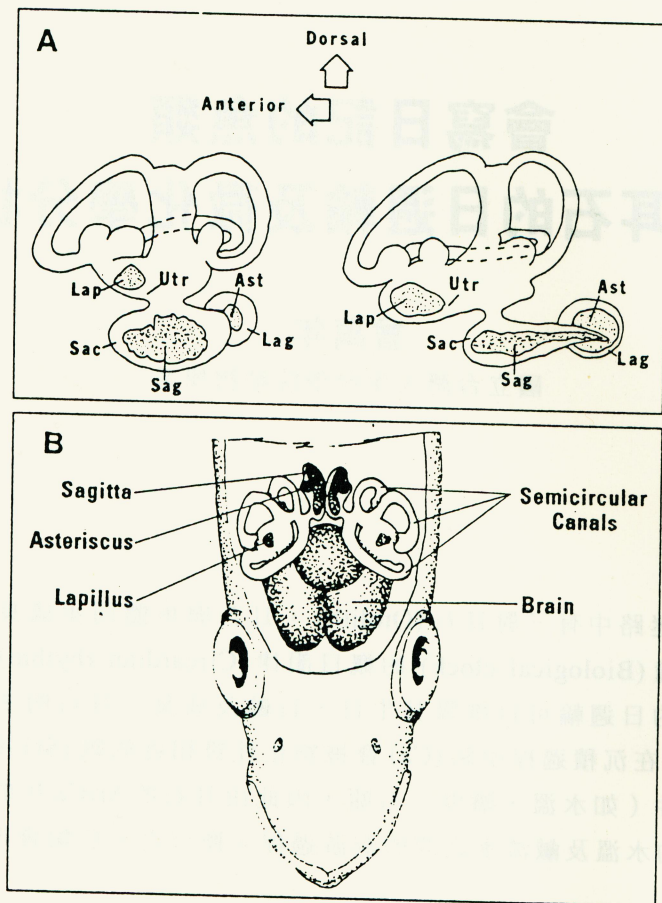


Fig. 1. Anatomy of vestibular apparatus. (A) Otoliths within the labyrinth systems of representative teleost and ostariophysan (cyprinoid) fishes (modified from Lowenstein 1971). (B) Dorsal view of the vestibular apparatus as it sits in a typical teleost. Top of head is cut away. Ast=asteriscus; Lag=lagenar vestibule; Lap=lapillus; Sac=saccular vestibule; Sag=sagitta; sc=semicircular canals; utr=utricle (Secor et al. 1992).

脂包埋、切割、研磨、EDTA 腐蝕及鍍金，然後利用掃描式電子顯微鏡放大之後，可看到日週輪 (Fig. 2)。一明（主要成份為碳酸鈣）一暗（有機質）就是一個日週輪 (Tzeng, 1990; Tzeng & Tsai, 1992)。

日週輪的形成，主要是受光週期的調控 (Tanaka et al., 1981)。在正常的光週期之下，日週輪的生長層部份是在夜間形成的。當日夜顛倒時，日週輪形成的韻律，也隨著改變。日週輪就好比生物時鐘一樣，魚類每天的生活履歷就記錄在日週輪中。由輪寬的變化，可以推測日成長狀況，透過耳石的微化學分析，可以瞭解魚類的洄游環境。

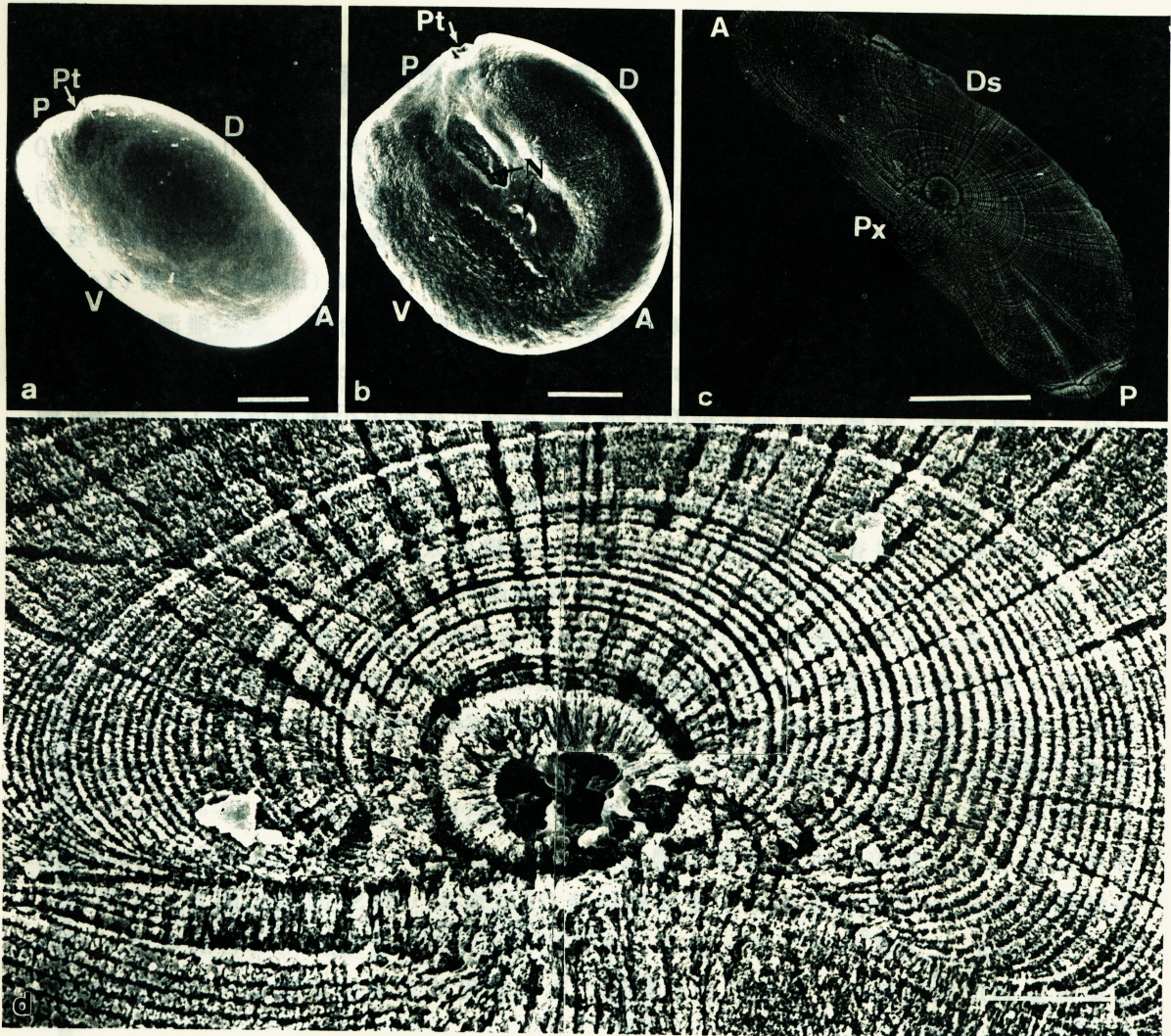


Fig. 2. *Anguilla japonica*. Scanning electron micrographs illustrating external feature and internal microstructure of sagittal otolith of an elver collected in the Shuang-Chi River estuary on December 14, 1985. (a) Dorsal-distal face of right otolith from a 58.7 mm total length (TL) elver. (b) Proximal face of left otolith from a 63.8 mm TL elver. (c) Growth increments in the otolith sectioned along anterior-posterior direction and frontal plane of a 56.0 mm TL elver. (d) Enlargement of (c). Light (thick) and dark (thin) bands indicate the incremental and the discontinuous zones of the growth increments, respectively. Abbreviations are (A) anterior; (D) dorsal; (Ds) distal side; (N) neuron insertion areas; (P) posterior; (Pt) post-caudal trough; (Px) proximal side; (V) ventral. Scale bar = 50 μ m (a, b, c), 10 μ m (d). (Tzeng, 1990).

三、鰻魚耳石的微化學變化所傳達的生物及環境訊息

台灣河川中常見的鰻魚為日本鰻 (*Anguilla japonica*)，大約在河川中生長 5 ~ 20 年左右，發育成熟後即降海產卵。其產卵場在馬里亞納島 (Mariana Island) 西側 (大約在北緯 15 度，東經 143 度)，仔鰻大約經過半年的海上漂游，才到台灣。鰻魚的發育階段，分為柳葉魚 (*Leptocephalus*)，玻璃鰻 (Glass eel)，鰻線 (Elver)，黃鰻 (Yellow eel) 及銀鰻 (Silver eel) 五個階段。柳葉魚期，身體側扁，適合海上長距離漂游，經由北赤道洋流 (North Equatorial Current) 及黑潮 (Kuroshio Current) 的輸送，最後到達台灣、中國大陸、韓國及日本等地的外海。在漂游的過程中不斷地成長，達到一定體長之後，即變態為流線型的玻璃鰻，然後脫離黑潮進入沿岸水域。玻璃鰻到了河口之後，身上長出黑色素胞，這時的玻璃鰻稱之為鰻線，漁民一到冬天，即沿著海邊及河口域，撈捕鰻線，供養殖之用 (Tzeng, 1986)。鰻線進入河川後，體色變黃，稱之為黃鰻。成熟時，身體變為銀灰色，降海洄游到深海產卵 (Fig. 3)。

耳石主要成份為碳酸鈣 (CaCO_3)，Ca 在形成 CaCO_3 時，會被離子半徑相似的 Sr 所取代，取代量的多寡受魚類生理條件及外在環境條件所控制，因此耳石 Sr/Ca 比的變化，提供了研究魚類生理生態的線索。鰻線耳石 Sr/Ca 比的時序列變化 (Fig. 3) 是利用電子微探儀 WDX (波長散射 X 光光譜) 測定的 (Tzeng & Tsai, 1994)，Sr/Ca 比從耳石的核心往外圍逐漸增加，到了離邊緣 30 天左右時間突然急遽下降。海水中的 Sr 含量比淡水多好幾倍，而且柳葉魚體表的黏液含有很多 GAG (Glycosaminoglycans) 的多醣類，對 Sr 有很強的親和力，變成鰻線後 GAG 消失，對 Sr 的吸收能力大大降低，耳石內 Sr/Ca 比因而急遽下降。換言之，耳石 Sr/Ca 比的急遽變化，告訴我們，這時柳葉魚變態成為玻璃鰻，而且其洄游路線，從高鹽度的黑潮強流帶進入低鹽度的沿岸水域 (Tzeng, 1995)。

四、變態日齡是決定鰻魚長距離分散的主要原因

鰻魚在馬里亞納島西側產卵，成魚分佈的最南限大約在台灣南端，最北可到達北韓及日本本州一帶。從耳石的日週輪解析結果，發現鰻魚從產卵場洄游到達這些地區，需要 154 ~ 182 天。變態日齡，平均 116 ~ 138 天，變態時間較早者，則進入南方水域；反之，較晚者，則被輸送到北方水域，呈現南北地理傾斜現象 (Fig. 4A, B)。雖然，南北變態日齡的差異只有 22 天左右，但是最後到達的地點，卻相差 2000 多公里。黑潮的平均流速大約是 2.5 節 (96 公里/天)。以此黑潮的流速乘上上述的 22 天差異，所得的距離大約是 2100 公里。換言之，由變態日齡的南北差異與黑潮輸送所推算的距離與鰻魚南北分布的距離非常吻合。由此可見，黑潮在日本鰻的地理分佈上扮演非常重要的角色 (Tzeng & Cheng, 1995)。

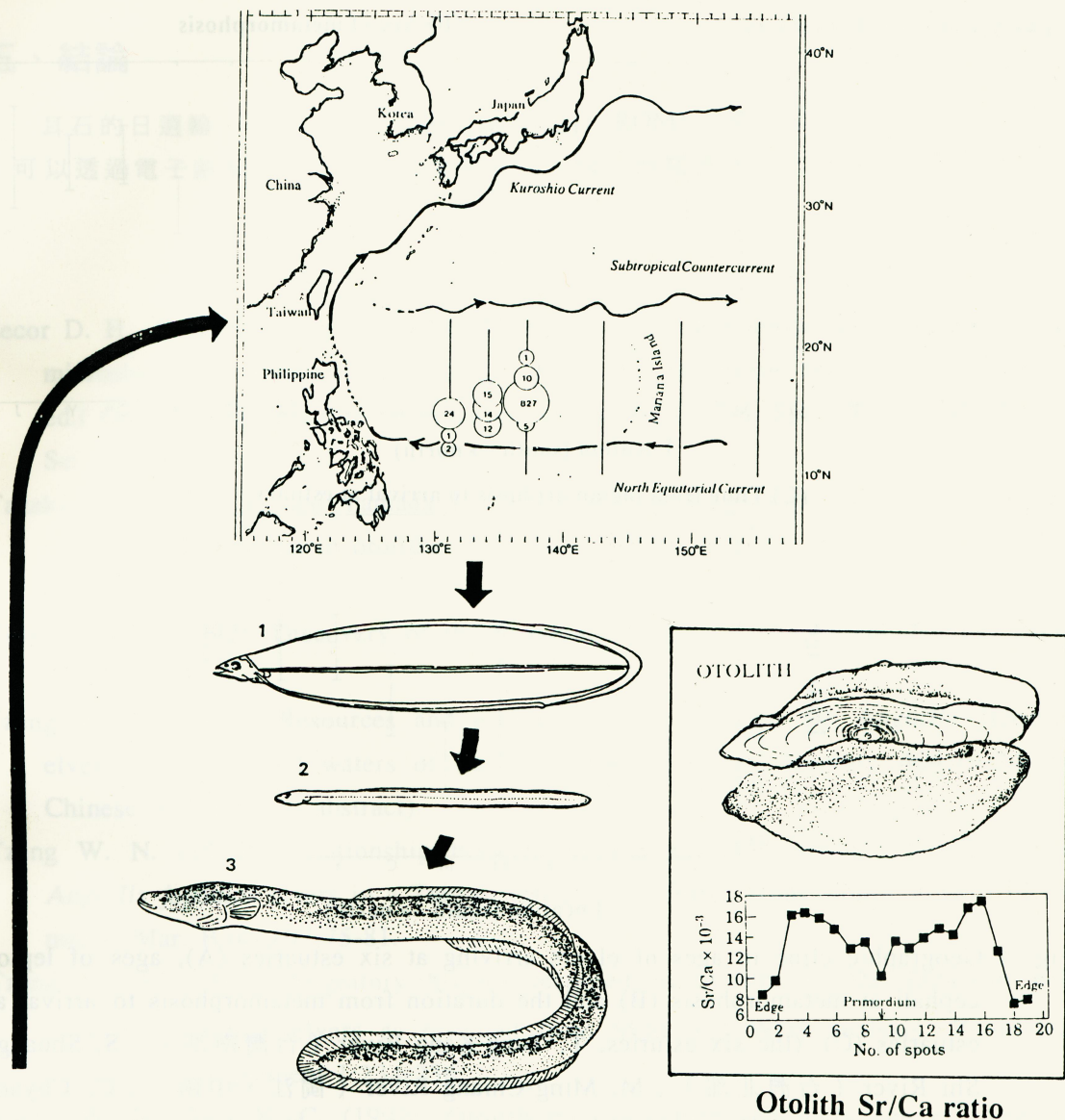


Fig. 3 Spawning ground and life cycle of the Japanese eel, as well as the changes of Sr/Ca ratio in otolith of the elver. 1. Leptocephalus larva (55.7 mm T.L.). Migration to the mouth of the river. 2. Elver. Ascending migration in the river. 3. Adult. Descending migration to the sea. Migration to the spawning ground in the sea (Kafuku and Ikenoue, 1983). Numerals in the circle in the upper diagram indicate the leptocephalus collected, according to the location and daily age of leptocephalus as well as current speed, the spawning ground was estimated in the waters west of Mariana Island (Tsukamoto, 1992).

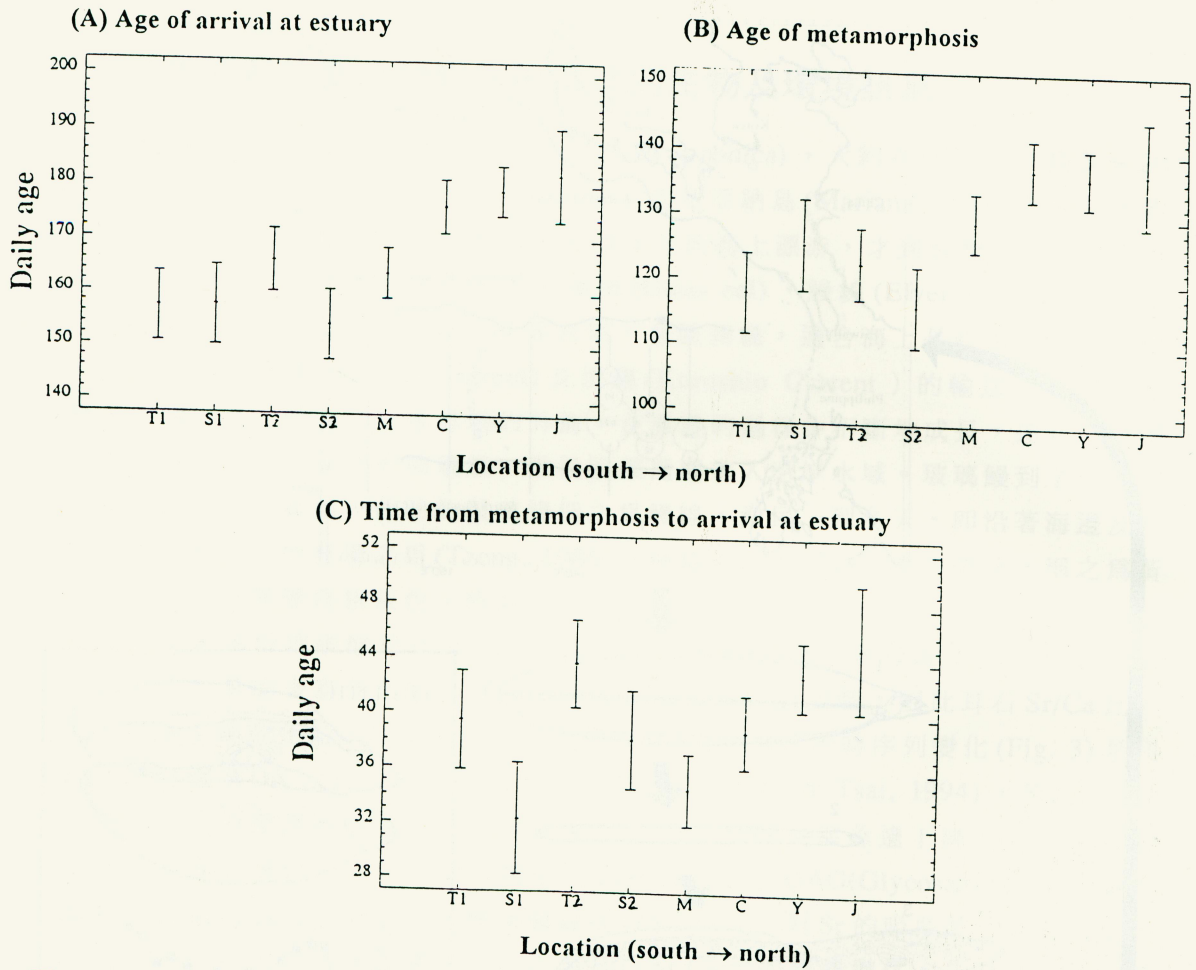


Fig. 4 Geographic cline in ages of elvers arriving at six estuaries (A), ages of leptocephali at metamorphosis (B) and the duration from metamorphosis to arrival at estuaries (C). (the six estuaries, T, Tung-Kang River (台灣南部); S, Shuang-Shi River (台灣北部); M, Ming-Chiang River (閩江, 中國); C, Chyan-Tarn River (錢塘江, 中國); Y, Ya-Lu River (鴨綠江, 中國); and I, Ichinomiya River (日本) (Tzeng and Cheng, 1995).

鰻魚變態之後，便脫離黑潮進入沿岸水域。柳葉魚經過菲律賓外海時，還不到變態日齡，因此過門而不入。柳葉魚早期是順著北赤道洋流由東往西走，北赤道洋流的流速只有 20 ~ 30cm/sec，以此流速推算，柳葉魚到達菲律賓東部海域，只有 55 ~ 87 天大，還不到上述 116 ~ 138 天的變態日齡。因此，柳葉魚變態的緯度，至少應該在台灣以北。柳葉魚變態之後，是順著與黑潮流向相反的沿岸流進入河口域。台灣的沿岸流，是由北往南流，因此台灣南端的鰻線，從變態之後至到達河口所需時間要比台灣北部者長 (Fig. 4C)。

五、結論

耳石的日週輪，有如電腦的唯讀光碟片(CD-ROM)一樣，保存了魚類的履歷資料，可以透過電子顯微鏡及電子微探儀的分析，擷取魚類各個生活史階段的生態訊息。

參考文獻

- Secor D. H., Dean J. M. and Laban E. H. (1992). Otolith removal and preparation for microstructural examination, p. 19-57. In D. K. Stevenson and S. E. Campana (ed.) (Otolith microstructure examination and analysis. Can. Spec. Publ. Fish. Aquat. Sci. 117.
- Tanaka K., Mugiya Y. and Yamada J. (1981). Effects of photoperiod and feeding on daily growth patterns in otoliths of juvenile *Tilapia nilotica*. Fish. Bull. U. S. 79: 459-466.
- Tsakamoto K. (1992). Discovery of the Spawning area for Japanese eel. Nature, Lond 356:789-791.
- Tzeng W. N. (1986). Resources and ecology of the Japanese eel *Anguilla japonica* elvers in the coastal waters of Taiwan. China Fisheries Monthly 404:19-24 (In Chinese with English abstract).
- 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 analysis. Zoological studies 34, supplement 1:234-236.
- Tzeng W. N., Tsai Y. C. (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., Tsai Y. C. (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., Cheng P.W. (1995). Timing of metamorphosis and estuarine arrival across the dispersal rang of the Japanese eel, *Anguilla japonica* Temminck & Schlegel. Mar. Ecol. Prog. Ser.(in press)