鰻魚生物學之研究現況

曾萬年[1]

Current studies on the biology of the Japanese eel, *Anguilla japonica* Temminck & Schlegeli, in Taiwan

Wann-Nian Tzeng

The Japanese eel, *Anguilla japonica*, is a catadromous fish. Its life history is very interesting, growing in the freshwater and spawning in the deep sea. Studies on the biology of the Japanese eel in Taiwan are limited to the following ; i.e., (1) early life history and upstream migration of elver, (2) restocking by releasing hormone-treated parent eel, and (3) artificial maturation and propagation. This paper reviews the recent studies on the life history and migration aspect.

A total of 18 species and subspecies of the eel have been recorded in the world. *Anguilla rostrata* and *A. anguilla* are distributed in the Atlantic, while the remainder 16 species are found in the Indo-Pacific Ocean. Of the 18 species, *A. japonica* and *A. anguilla* are until now the most sucessfully cultured species. In Taiwan four species are recorded, i.e., *Anguilla japonica*, *A. marmorata*, *A. celebesensis* and *A. bicolor pacifica*. Among them, *A. japonica* is the most dominant, however, the elvers of this species are still captured in insufficient quantity to meet the demand for aquaculture.

Based on the distribution of the newly hatched larvae, the spawning ground of Japanese eel was postulated to be in the waters west off Mariana Islands (15 °N, 140° E). The daily growth increment in otolith of elvers indicated that spawning season of the eel is around June-July. The leptocephalus drifted with current from the spawning ground to the coastal waters of Taiwan in approximately 4-5 months. After metamorphosis the elvers migrate upstream into the rivers during winter and are captured for farming. The catch of the elvers

1. 國立台灣大學理學院動物學系

during upstream migration is highly correlated with seasonal water temperature, rainfall and moon phases. It appears that there is a 9 year long-term periodic fluctuation in the abundance. A recent peak catch occurred during the fishing season of 1989-90.

The annual catch of elvers in Taiwan is approximately 10 tons which is much less than the demand of 50 tons per year. For increasing the recruitment of the eel, a restocking program in releasing hormone-treated parent eels has been conducted by the Taiwan Fishery Research Institute. To stablize the supply of elvers, knowledges on artificial propagation of the eel should be established as soon as possible.

前　言

台灣氣候溫和，很適合鰻魚養殖，近年來由於日本市場的大量需求，使得台灣養鰻業快速成長。鰻魚養殖面積，從1968年的 100 公頃左右，增加到目前的3, 500 公頃左右。目前年產量大約 6 萬公噸，價值約 200 億台幣，是農經部門中最重要的外銷農產品，對台灣經濟發展貢獻很大。

鰻魚養殖所需的種苗，稱之爲鰻線。目前鰻苗人工繁殖尚未成功，因此養殖所需的種苗全部採自天然海域。鰻魚爲淡水魚類，在外海產卵，每到冬季就有大量鰻線湧向河口，漁民於夜間利用其順著漲潮溯河洄游時予以捕撈。目前台灣每年鰻線生產量估計在10～30公噸之間（50～ 150×10^6 尾），但需要量卻在50公噸以上，因此每年要從香港、中國大陸及韓國等地進口。

爲了使養鰻事業能夠持續發展，應有效利用本省沿岸鰻線資源，提高鰻線生產量，穩定鰻線供應量。欲有效利用本省鰻線資源，對於鰻的生物學及其生態特性，應有所瞭解。本文將探討台灣產鰻線種類、產卵場、生活史、鰻線溯河生態及漁獲量的長期變動。

一、鰻魚的種類及分布

全世界鰻魚有18種(Castle and Williamson, 1974)，北大西洋產者有二種，即歐洲鰻(*Anguilla anguilla*)和美洲鰻(*A. rostrata*)。這兩種鰻的產卵場位於美國佛羅里達州外海的藻海(Sargasso Sea)附近。兩種鰻的產卵場位置，雖然重疊，但孵化之後的柳葉形仔鰻隨海流分別飄游至歐洲及美洲大陸沿岸時，其洄游路線很少出差錯，洄游定向能力，至今仍然不解。

其他16種，分布於印度—太平洋一帶，包括熱帶、亞熱帶及溫帶種類。台灣近海產者有 4 種，以溫帶種類的日本鰻（*A. japonica*）最多。日本鰻分布於黑潮流經的沿岸國家，南起菲律賓，經台灣、香港、中國大陸、韓國，最北

到日本。其餘3種分別爲鱸鰻（*Anguilla marmorata*）、短鰭鰻（*A. bicolor pacifica*）及西里伯斯鰻（*A. cerebesensis*），這三種鰻爲熱帶、亞熱帶種，分布於台灣以南，其在台灣的出現量較少（Ege, 1939; Tesch,1977），尤其後兩者，僅偶而出現（曾，1982; Tzeng and Tabeta, 1983）。上述台灣產4種鰻之鰻線，很容易從體表的色素胞分布、背鰭與臀鰭起點的相對位置以及脊椎骨數等特徵予以區別（曾，1983b）。

二、日本鰻產卵場的新發現

鰻魚的生活史很奇特，在海洋中產卵，但大部分時間是在淡水中渡過。其發育過程包括：柳葉形仔魚(Leptocephalus)、鰻線或是透明鰻(Elver or glass eel)、黃鰻(Yellow eel)及銀鰻(Silver eel)4個階段（圖1）。這些變態過程，完全是爲了適應環境。柳葉形仔魚適合於海上長距離漂游，流線型鰻線爲了便於溯河洄游，黃鰻體色可與河川水及底質取得擬態，成熟階段的銀鰻之變態爲了適應深海的產卵洄游(Tesch, 1977)。

日本鰻成鰻的數量在菲律賓以南很少，其分布南限爲台灣。因此，從分布地理學及洄游情形來看，早期認爲日本鰻的產卵場位於台灣以東海域（Matsui, 1957)（圖1）。同時，鰻線大量出現的時間爲冬季，而認爲鰻魚的產卵期爲冬季（多部田，1982)。於是，早期日本方面的科學家一直都在冬季集中在台灣東方海域進行採集調查，想一探鰻魚的故鄉究竟在何處，30年來毫無斬獲(Nishiwaki, 1974; Tanaka, 1975; Ishii, 1976)。

直到最近，從鰻線耳石的日周輪之觀察，發現鰻線的產卵盛期爲春末夏初(Tabeta *et al.*,1987

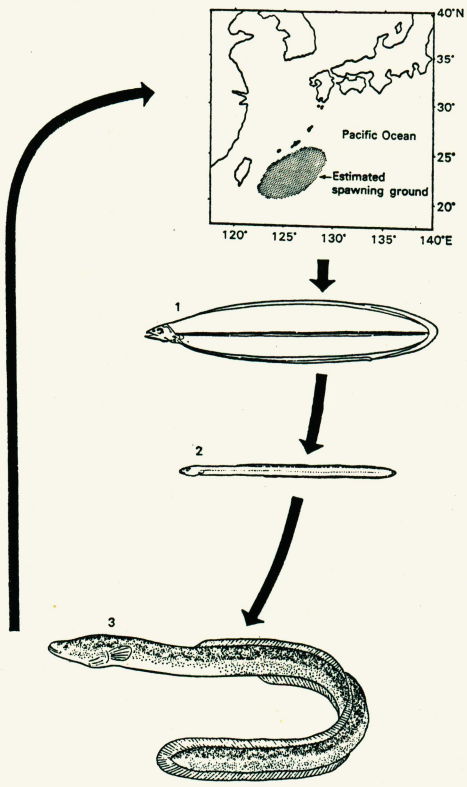


Fig. 1. Life cycle of eel.
(1)Leptocephalus larva(55.7mm T.L.). Migration to the mouth of the river.
(2)Elver. Ascending migration into the river.
(3)Adult. Descending migration to the sea. Migration to the spawing ground in the sea. (Kafuku and Ikenoue, 1983)

圖1 鰻魚的生活史

; Tsukamoto, 1990; Tzeng, 1990)，鰻線漂游至河口時已經在海上經過相當時日了。因此，日本東京大學在最近的二次日本鰻產卵場調查，終於調整了調查的時間空間而有了新的發現。

1986年8～10月，東京大學海洋研究所白鳳丸進行第四次日本鰻產卵場調查，根據過去所累積的日本鰻初期生活史資料及海流構造，首度將調查區南移至15° N 137° E附近，即菲律賓東方海域，果然不出所料，這次共捕獲21尾日本鰻的柳葉形仔魚，發育階段比前幾次都小，最小至33.9mmTL，顯示這次調查已經很接近產卵場了(Kajihara,1988)。筆者有幸參與這次的調查，目睹當時採獲柳葉形仔魚時，全船科學人員的興奮心情，至今仍記憶猶新。隨後，鹿兒島大學將調查時間提前，果然於1988年6月11～17日和7月11～15日，在菲律賓呂宋島東方海域(15° 46.1'N，138° 40.4'E)發現8尾體長更小的柳葉形仔魚，24.0～31.8(平均27.4) mmTL。

1991年東京大學海洋研究所的研究船「新白鳳丸」又進行第5次日本鰻產卵場航海調查。擴大採集範圍，於菲律賓海域設定34個測站，調查期間爲6月中旬到7月下旬，比第4次提前了兩個月。39天的調查總共採獲991尾葉形仔魚，體長爲10～25mmTL，最多曾經有過一網250尾的記錄。這是歷年來採獲數量最多，而且體型最小的一次。估計這些柳葉形仔魚的日齡，大約是孵化後兩個星期(Tsukamoto,1992)。從鰻魚葉形仔魚的分布狀態和海流等因素研判，日本鰻正確的產卵場可能位於北緯14～16° N、東經134～143° E之間，亦即菲律賓東方大約1,400～2,300公里東面，北赤道洋流與亞熱帶反流所圍繞的海域(圖2)。

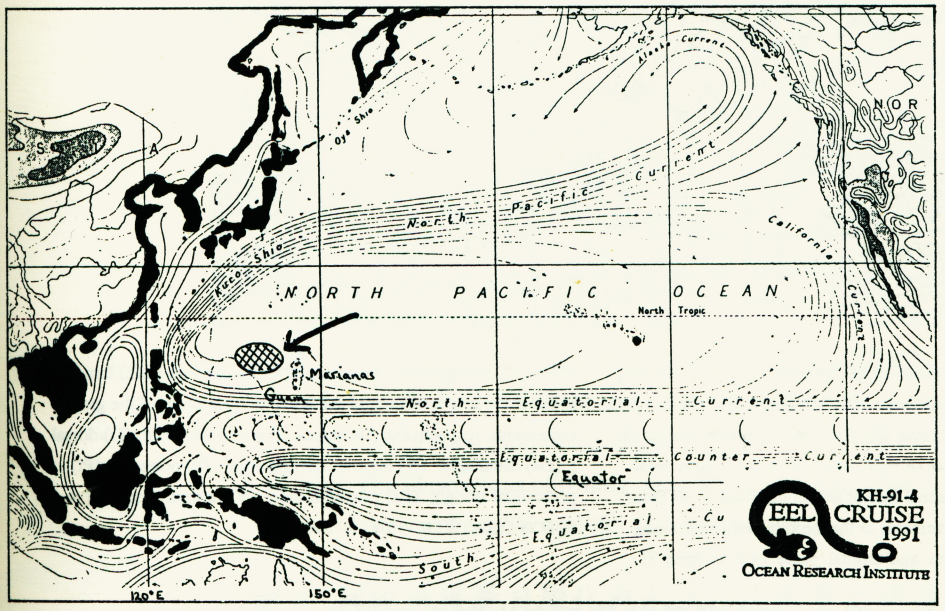


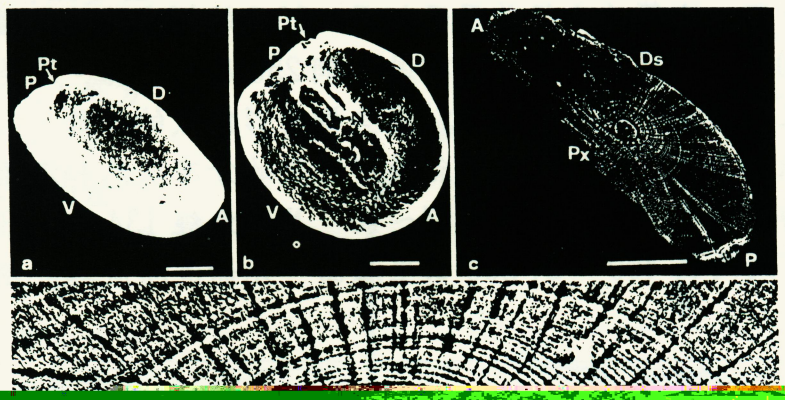
圖2 日本鰻產卵場的新發現

Fig. 2. "Sargasso Sea" of the Pacific is disovered. *Anguilla japonica* spawning area is approx 14-16°N 134-143°E, to west of Marianas Islands (see map above). This discovery was made during June 14-July 22, 1991 cruise of "Hakuho Maru" of Ocean Research Institute, University of Tokyo. Cruise No. KH-91-4. 911 *A. japonica* leptocephali were caught. Many only 10mm long. Before this cruise only 110 *A. japonica* leptos had been captured, all longer than 20mm.

此外，有關日本鰻的產卵場之位置，過去台灣方面也有不同的看法，郭（1971）及陳(1975)根據Matsui(1957)所推測的產卵場位置（圖1）以及台灣沿岸鰻線的分布和黑潮的流動情形，認爲台灣東岸及北部的鰻線應來自 Matsui(1957) 所假設的產卵場，西岸者則來自巴士海峽或中國南海。從最近日本鰻產卵場的新發現以及從台灣沿岸鰻線的日周輪研究(Tzeng and Tsai, 1992)和利用粒腺體去氧核糖核酸序列分析（桑，1992），顯示台灣沿岸的日本鰻應來自同一族羣。

三、鰻線的日齡之研究

魚類的內耳中有三對耳石(Otolith)，即扁平石、礫石及星狀石。耳石除了是運動時的平衡器官之外，還會把魚類每天的成長情形以及生活環境的改變，透過碳酸鈣的沉積過程，層次分明地記錄下來，因此有人說魚類會寫日記（Pannella, 1971）。圖3是日本鰻鰻線耳石（扁平石）的外觀及內部微細的構造。鰻魚孵化後第5天起，耳石即周期性地一層一層增厚，在電子顯微鏡下掃瞄結果即呈現明暗帶。每一組明暗帶沉積的時間爲24小時，因此稱之爲日輪。



之影響，水溫偏高。到了冬季低溫低鹽的中國大陸沿岸流南下勢力增强，因此台灣北部及西部沿岸水溫較東部爲低。巧合的是，台灣沿岸鰻線生產量都集中在水溫較低的北部及西部一帶（曾，1986）。因此，從漁獲量與水溫之關係來看，台灣沿岸的鰻線很可能是順著中國大陸沿岸流湧過來的。

鰻線到了河口域之後，藉著漲潮流的輸送而溯河（Tzeng, 1984a）。而潮汐與月齡有關。新月或滿月後２～３天潮差最大，稱之爲大潮。上弦或下弦月時潮差最小，稱之爲小潮。圖５就是鰻線漁獲量的變動與月齡之關係。新（滿）月時，漁獲量特別高，上（下）弦月時漁獲量幾乎等於零（Tzeng,1985）。由此可見，鰻線溯河量受月齡或潮汐之影響很大。

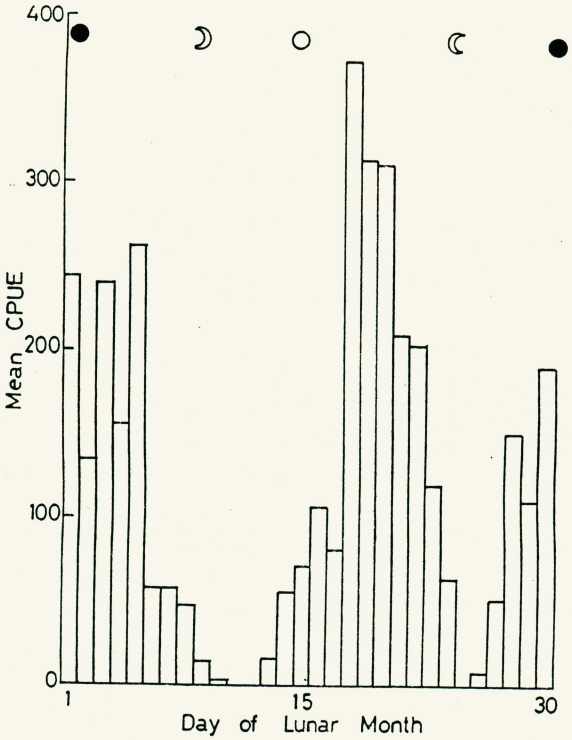


Fig. 5. Relationship between mean CPUE (Elvers/man • night) and moon phases for anguillid eel (*A. japonica*) elvers caught in the Tungkang River during the fishing seasons of 1981-1982 (Tzeng,1985)

圖５ 鰻線漁獲量日變化與月齡之關係

五、鰻線漁獲量之長周期變動

鰻線的盛漁期爲11～２月，因此統計鰻線的年漁獲量時自然而然會含蓋兩個年度。圖６是從養鰻業開始興起的1964年起至1991年止，鰻線漁獲量的年變動情形。同時與本省鰻線的需求量作一比較。

鰻線年漁獲量的變動幅度非常大。1969～1970年、1978～1979年以及1989～1990，大約每隔9年出現一次高峯，年漁獲量超過1億5千萬尾，其餘年度漁獲量大都在5千萬尾以下。而鰻線需求量方面，在養鰻業發展的初期，需要量比較少，漁獲量有凌駕需求量之勢。但1971年以後，隨著養鰻業的擴展，需求量直線上昇，使得鰻線供不應求。尤其是近幾年鰻線生產不足情形更爲嚴重，需要量在2億5千萬尾以上而漁獲量卻還不到5千萬尾。

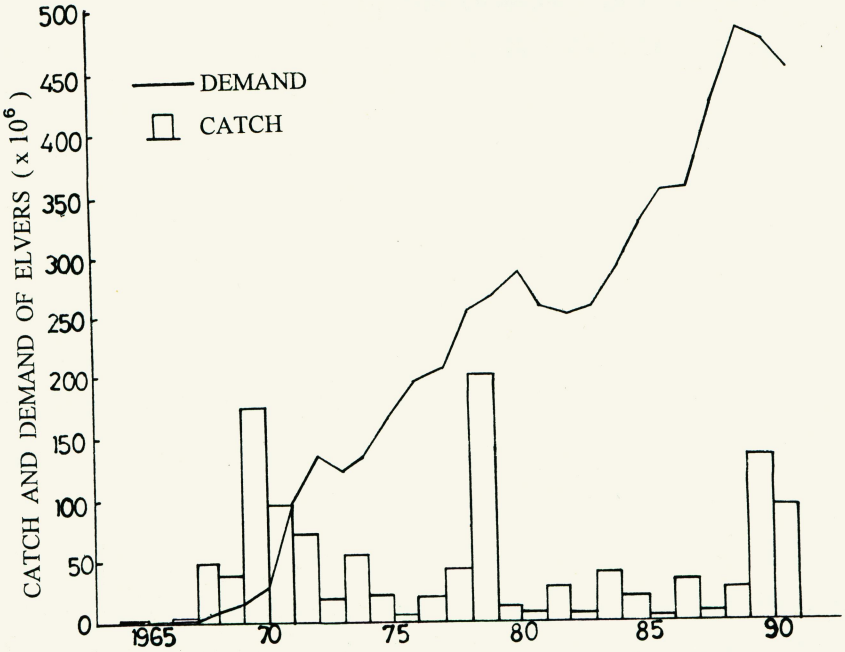


Fig.6 Annual catch and demand in number of elvers in Taiwan, 1964-1991.

圖6 臺灣鰻線的年漁獲尾數及其需求量，1964～1991年

另外，本省沿岸鰻線資源之開發利用可以說已經到了極限。從調查研究顯示，部分地區鰻線的漁獲率高達44.2～75.4%（平均62.9%）(Tzeng， 1984b）。換句話說，鰻線從外海進入沿岸後，有半數以上都會被漁民捕上來。因此，以目前鰻線資源量的水準來看，即使將鰻線一網打盡，也無法滿足鰻魚養殖之需求。

結　語

爲了使養鰻業能夠持續穩定地發展，鰻線的充裕供應是必要條件之一。但自從鰻魚大規模養殖之後，鰻線的生產就有供不應求現象。而且鰻線漁獲量年變動非常大，更增加鰻魚計劃生產之困難性。因此，爲了確保鰻線的來源，應該促使鰻魚人工繁殖技術早日成功。在人工繁殖技術尚未確定之前，只有充分開發天然種苗資源。同時，應該設法讓鰻魚養殖的種類多樣化，以緩和對日本鰻鰻線之依賴性。

摘　要

鰻魚是屬於降河性洄游魚類，在河川內長大，成熟時洄游到海洋深處產卵，其生活史極爲奧妙。國內有關鰻魚生物學之研究，大致分爲3分面：(1)初期生活史及鰻線溯河生態，(2)種鰻放流，(3)人工繁殖。研究的趣旨雖異，目標卻都是想穩定鰻苗的來源，以利養殖。本文主旨在探討有關鰻魚種類、產卵場的新發現、日齡的研究、鰻線的溯河生態以及漁獲量的變動等。

全世界的淡水鰻共有18種，除了歐洲鰻及美洲鰻分布於大西洋外，其餘16種皆分布於印度太平洋。台灣地區天然生產者有4種；即，日本鰻（*Anguilla japonica*）、鱸鰻（*A. marmorata*）、西里伯斯鰻（*A. celebesensis*）及短鰭鰻（*A. bicolor pacifica*）。全世界18種鰻類中，以日本鰻及歐洲鰻養殖最爲成功，因此其鰻苗之需求也較爲殷切。

日本鰻產卵場的中心位置在15°N，140°E，即Mariana島西側。由耳石日周輪之推算，其產卵期爲6～7月。柳葉魚約經5個月的海上漂游後，變態成爲鰻線。每年冬季鰻線大量湧至河口，其溯河時機與水溫、降雨及月齡有密切關係。　鰻線的產量大約有九年的週期變化，最近一次的高峯期爲1989～1990年。本省鰻線年平均捕獲量大約10公噸左右，但需要量卻高達50公噸以上，不足情況極爲嚴重。爲了穩定鰻線的來源，台灣省水產試驗所每年從事種鰻放流，以期提高鰻魚資源的補充量。同時，世界各地也積極在開發人工繁殖技術，以期突破鰻苗供應的瓶頸。

參考文獻

1．桑自剛(1992). 利用粒線體去氧核糖核酸序列分析日本鰻之族羣結構。國立台灣海洋大學漁業研究所碩士論文，pp.51.

2．郭河(1971). 台灣におけるシラスウナギの接岸。養殖，8(1):52-56.

3．陳宗雄(1975). 台灣產白鰻線 *Anguilla japonica* 之初步研究。中國水產，268:11-19.

4．曾萬年(1982). 記台灣新記錄之西里伯鰻鰻線。生物科學，19:57-66.

5．曾萬年(1983a). 台灣鰻線漁獲量的季節性變化及長期性變動傾向。台灣水產學會刋，10(1):1-7.

6．曾萬年(1983b). 台灣產鰻線之種類識別及其生產量。中國水產，366:16-23.

7．曾萬年(1985). 由耳石日周輪推算日本鰻 *Anguilla japonica* 之仔鰻從產卵場漂游到河口域所需時間。生物科學，25:13-18.

8. 曾萬年(1986). 臺灣沿岸鰻線資源及生態。中國水產，404:19-24.
9. 廖一久、郭慶老、余廷基、曾萬年 (1992). 白鰻 (*Anguilla japonica*) 標識放流之初步研究。水產研究，No. 1. (印刷中)
10. 多部田修(1981). ウナギの初期生活史と產卵場。海洋と生物，3(2):412 - 417.
11. 多部田修(撰)、曾萬年、王友慈(譯)(1991). 世界的鰻類，特別是可能養殖的種類。台灣鰻訊，89:5.
12. Castle, D. H. J. and G.R. Williamson (1974). On the validity of the freshwater eel species, *Anguilla ancestralis* Ege, from Celebes. Copeia, 1974(2):569-570.
13. Chen Lee Y.-L., H.-Y. Chen and W.-N. Tzeng (1992). Reappraisal of the importance of rainfalls in affecting the catches of, *Anguilla japonica* Temminck & Schlegel, elvers along the coast of Taiwan (Unpublished).
14. Ege, V. (1976). A revision of the genus *Anguilla* Shaw. A systematic, phylogenetic and geographical study. Dana-Rep. 16:1 -256.
15. Ishii, T. (1976). Preliminary report of the Hakuho Maru KH-75-1. Ocean Research Institute, University of Tokyo, Japan, pp.1-4.
16. Kajihara, T. (1988). Distribution of *Anguilla japonica* leptocephali in western Pacific during September 1986. Nippon Suisan Gakkaishi, 54(6):929-933.
17. Kafuku, T. and H. Ikenoue (1983). Modern method of aquaculture in Japan-5. eel (*A. japonica*). Kodansha Ltd, Japan, pp.31-34.
18. Matsui, I. (1957). On the record of a leptocephalus and catadromous eels of *Anguilla japonica* in the waters around Japan with a presumption of their spawning places.J.Shimonoseki Coll. Fish., 7(1):151-167.
19. Nishiwaki, M.(1974). Preliminary report of the Hakuho Maru KH-73-2. Ocean Research Institute, University of Tokyo, Japan, pp.3-9.
20. Pannella, G. (1971). Fish otoliths: daily growth layers and periodical patterns. Science, 11:1124-1127.
21. 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. Nippon Suisan Gakkaishi, 53(10):1727-1734.

22. Tanaka, S.(1975). Collection of leptocephali of the Japanese eel in waters south of the Okinawa Islands. Bull. Japan. Soc. Sci. Fish., 41(2):129-136.
23. Tesch, F.-W. (1977). The eel-biology and managemant of anguilla eel. Chapman and Hall press, London.
24. Tsukamoto, K.(1990). Recruitment mechanism of the eel, *Anguilla japonica* to the Japanese coast. J. Fish Biol., 36:659-671.
25. Tsukamoto, K.(1992).Discovery of the spawning area for Japanese eel. Nature, 356(6372):789-791.
26. Tzeng, W.-N. and O. Tabeta(1983). First record of the short-finned eel *Anguilla bicolor pacifica* from Taiwan. Bull. Japan. Soc. Sci. Fish., 49(1):27-32.
27. Tzeng, W.-N.(1984a).Dispersion and upstream migration of marked anguillid eel, *Anguilla japonica*, elvers in the estuary of the Shuang-Chi River, Taiwan. Bull. Japan. Soc. Fish. Oceanogr., 45 :10-20.
28. Tzeng, W.-N. (1984b). An estimate of the exploitation rate of *Anguilla japonica* elvers immigrating into the coastal waters of Shuang-Chi River. Taiwan. Bull. Inst. Zool., Academia Sinica , 23(2):173-180.
29. Tzeng, W.-N. (1985). Immigration timing and activity rythms of the eel, *Anguilla japonica*, elvers in the estuary of northern Taiwan with emphasis on environmental influences. Bull. Japan. Soc. Fish. Oceanogr., No. 47, 48:11-28.
30. 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. Marine Biology, 107:75 -81.
31. 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.

討論重點摘要

張常務理事贊化

曾教授對於鰻苗早期的發育、變態等，有非常詳實與透徹的介紹，現在養鰻產業面臨的問題之一，主要在於種苗的來源不足，目前種鰻的人工促進產卵，在技術上並無問題；惟在仔鰻的培育方面尚有困難，是否能夠推測孵化後的食性及餌料之需求？實爲關鍵，前曾參觀鰻魚人工繁殖場，瞭解孵化後之仔鰻在31天當中，還無法看到呈現所謂之「柳葉狀態」，不過在這段期間，據知已可覓食。至於所述有關鰻魚產卵孵化場，已有日本學者認爲是在太平洋馬利安那(Mariana)海域，對此說法本人持保留態度，並有以下疑議：

1、假若鰻苗是在日本研究人員所稱的馬利安那海域孵化，依據潮水向北溯流的情形，台灣、日本、韓國等地區鰻苗產量應大致相等；惟據十餘年來的統計資料顯示，並非如此。當台灣鰻苗撈捕量多時，往往日本所撈捕數量並不多，韓國亦然；若當日本撈捕量多時，台灣、韓國也並未增加，由此項調查資料判斷似無相關性，個人認爲台灣沿海海域，亦可能有鰻魚產卵地區。

2、依據以下各地區鰻苗數量分析：

台灣地區鰻苗每公斤約5,000尾。

日本地區鰻苗每公斤約5,000尾。

廣東、福建地區鰻苗每公斤約5,000尾。

浙江、江蘇地區鰻苗每公斤約6,500尾。

南韓、北韓地區鰻苗每公斤約7,000尾。

由以上單位鰻苗數量分析得知，鰻苗產地各有不同，據此，個人以爲該地所撈捕之鰻苗，亦即爲在當地產卵孵化者。

林主任泗潭

對於日本新發現鰻魚產卵場一事，個人亦頗感疑惑，似應不致有如此遠的距離，依據所得經驗，鰻魚之產卵地似乎應靠近沿海，較符合實際情形；至於曾教授表示鰻苗開發率已達65～75%，但此項開發以外之25%的鰻苗又在何處？牠又會游往何處？值得探究。

曾教授萬丰

首先須說明有關鰻魚產卵場問題，我並不是爲日本的發現作辯護。由於他們最近的發現，並在國際上發表後，而受到普遍重視，雖然對於他們所提鰻魚

孵化成爲柳葉狀鰻苗，以僅有十公分接近鰻線的階段，在兩個星期左右時間，就海流速度而言，似乎應不會溯游如此遠，確有疑惑之處；惟此點的發現，係爲初步概況，可做爲研究參考，但如何將點和線連起來？還需再進一步探究。

至於我會贊同日本方面看法，是因爲從鰻魚早期生活史軌跡中，略知鰻魚早期生活是偏外洋，在沿岸產卵之可能性較低，所以有關本省南部海域有鰻魚產卵場說法，此爲見仁見智的看法，科學研究需要有實證才能獲得採信，是故仍應繼續探究，提出有力的證據來印證。

關於「柳葉狀鰻苗」食性問題，六年前日本在調查鰻魚產卵場時，曾做此一方面的研究，將剛撈取的「柳葉狀鰻苗」解剖分析腸道內含物，結果並未有重大的發現，祇知道其腸道內的組織形態變化，卻沒有發現腸道內部有餌料生物存在。如果再從鰻魚發育過程來看，發現鰻魚在育成之早期，即已長出牙齒，這是非常奇特之處，此一現象似乎暗示鰻魚早期是屬於肉食性。