



隱藏在耳石裡的魚類生活史秘密

～從鰻魚耳石的日周輪及微化學分析談起

文・圖／曾萬年

常言道：凡走過必留下痕跡。魚類何時游過何種環境，也會在其耳石（Otolith，ear stone）中留下蛛絲馬跡。透過耳石日周輪或年輪以及微化學的分析可以再現其過去的洄游環境史。這是近20年來最吸引魚類生態學家的研究課題之一。

會寫日記的魚類

魚類內耳的前庭器迷路（vestibular apparatus）

中有3對耳石：分別為矢狀石（sagitta）、礫石（lapillus）及星狀石（asteriscus）。3對耳石的相對成長速度不一致，大小差很多（圖1）。矢狀石隨著魚體的同步成長速度較快，其他兩對則相對緩慢。耳石的主要功能為聽覺及感覺平衡作用。除了這些生理功能之外，耳石還扮演著魚類的計時器和環境紀錄器的功能。以下有關耳石的研究皆指矢狀石。

耳石是生物礦化作用所形成的一種霏石結晶

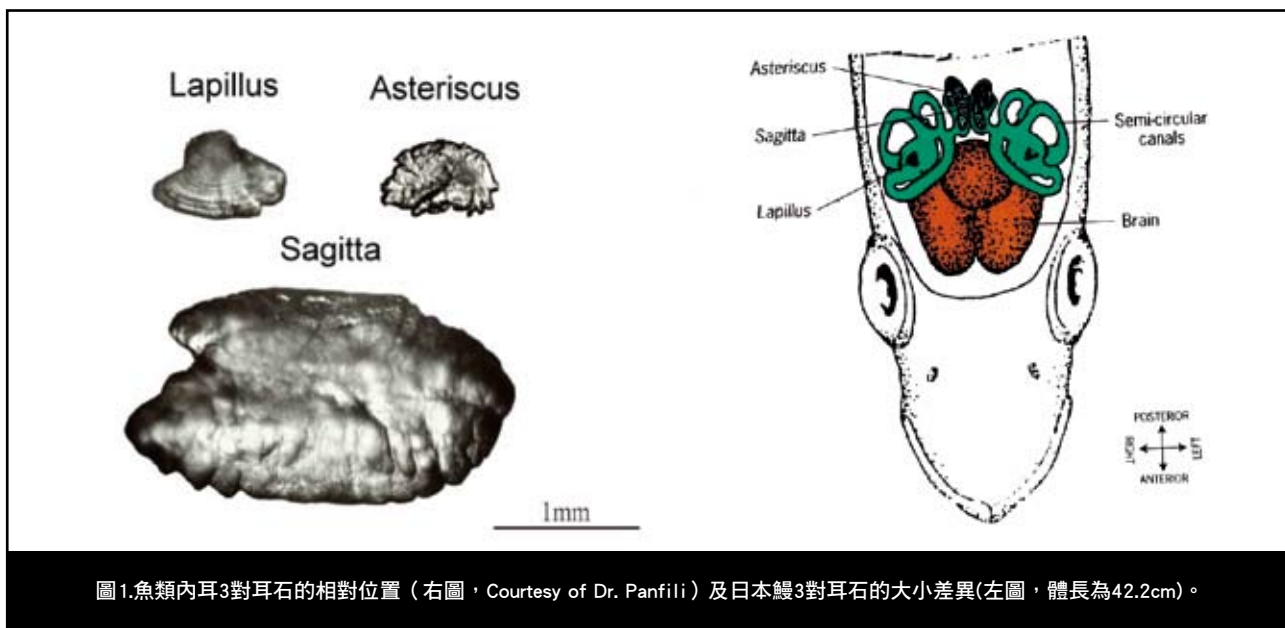


圖1.魚類內耳3對耳石的相對位置（右圖，Courtesy of Dr. Panfili）及日本鰻3對耳石的大小差異（左圖，體長為42.2cm）。



曾萬年

現任：臺大生命科學院生命科學系暨漁業科學研究所教授兼所長。

學歷：

1968年臺灣大學理學院動物學系畢業

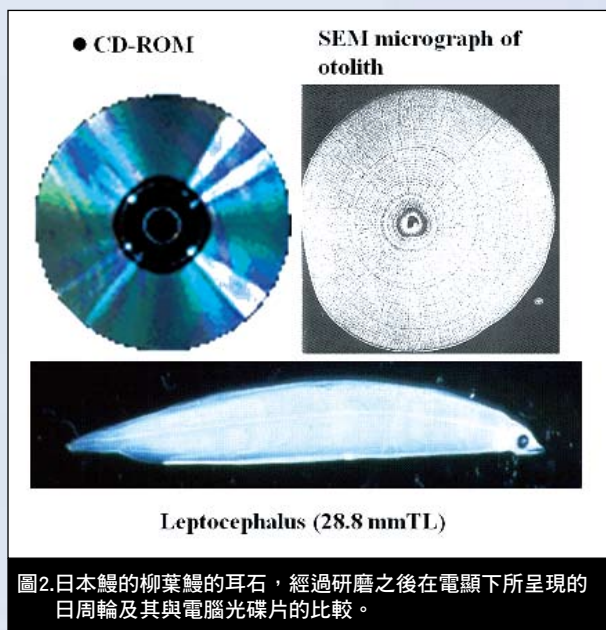
1972年臺灣大學海洋研究所碩士

1980年日本東京大學海洋研究所博士。

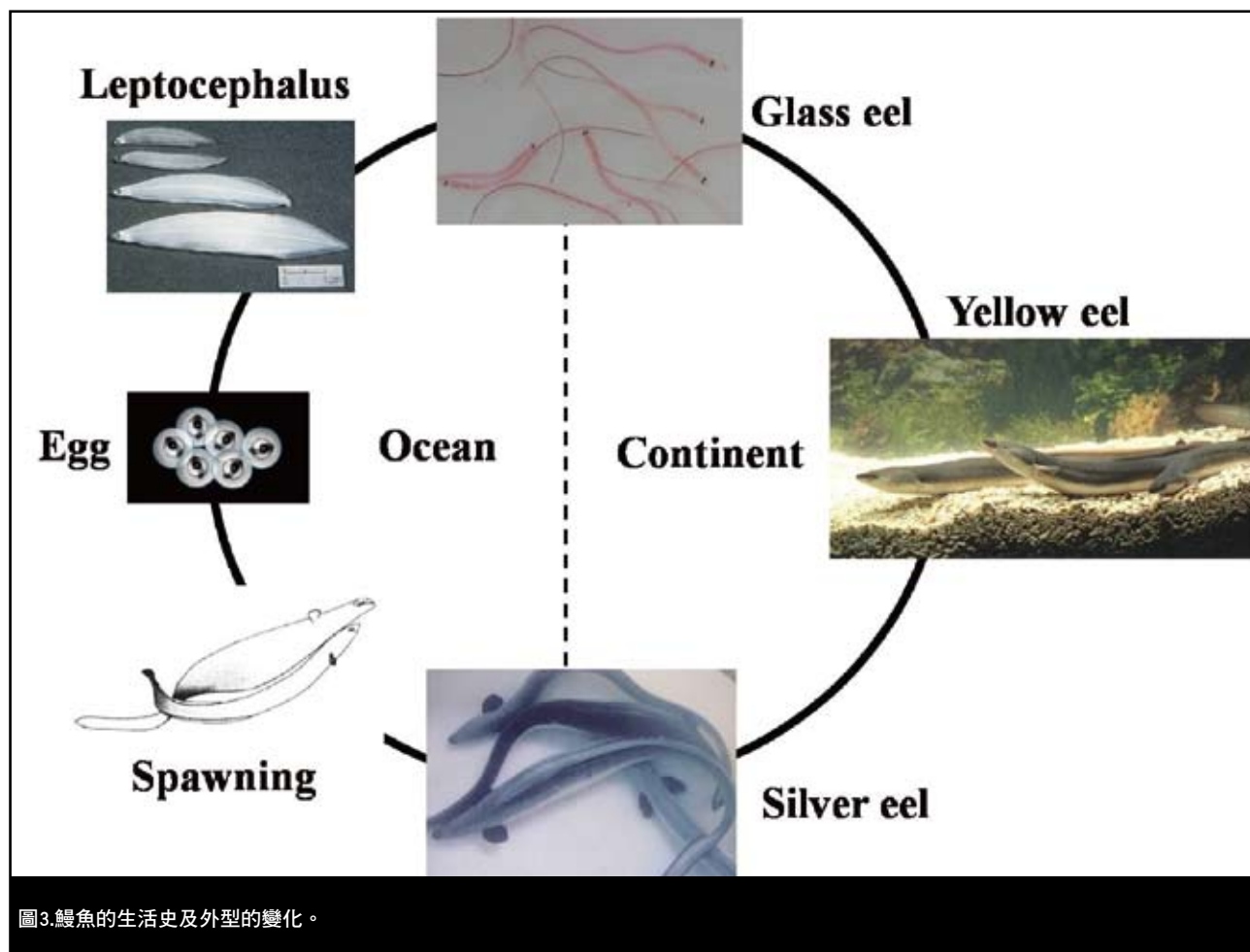
經歷：臺大理學院動物系助教、講師、副教授及教授

獲獎：中山學術獎，國科會傑出研究獎，國立臺灣大學特聘教授。

研究專長：漁業生物學及海洋學，鰻魚及烏魚生態，中英日文研究著作有170篇。



(aragonite)。主要化學成份是碳酸鈣。碳酸鈣在耳石上的沉積速率，隨著魚類成長的季節性變化而產生年輪。早在100多年前德國科學家Reibisch就知道利用耳石的年輪來測定比目魚 (*Pleuronectes platessa*) 的年齡。後來，美國耶魯大學的地質學教授潘尼拉 (Pannella, 1971, Science 173:1124-27) 在一次偶然的機會，從沙灘的沉積物中發現耳石中有比年輪更細微的日周輪。從此魚類的定齡精準度便由年提升到日的層次，進而揭開了很多魚類每天的生活史秘密。因為日周輪的發現，魚類被戲稱為會寫日記的生物。也有人把耳石比喻為1799年在尼羅河所發現的羅塞塔石碑 (Rosetta stone)，這塊石碑同時以古希臘文、古埃及普通話以及古埃及象形文字記載著西元前196年埃及國王托勒密五世





研究發展

(Ptolemy V) 所頒布的詔書。這塊石碑現在存放在大英博物館。因為這塊石碑的出土，古埃及象形文字的意義得以破解。如同羅塞塔石碑一樣，透過耳石的解讀可以解釋很多魚類生活史的秘密 (Tzeng 1990, 1994, 1995, 1996, 2002, 2003; Tzeng & Tsai 1994, Tzeng & Yu 1988, 1989, 1990, 1992; Tzeng et al., 1994, 1997, 1998, 1999, 2002, 2003, 2005, 2007)。

其實從某個角度來看，耳石更像電腦的光碟片 (圖2)。1995年8月22日臺灣省水產試驗所的研究船「水試一號」在菲律賓東邊海域 ($14^{\circ} 00'N$, $137^{\circ} 30'E$) 採集到一尾剛孵化不久，順著洋流從產卵場漂過來的日本鰻的柳葉鰻。其耳石縱切面的電顯照片如圖2所示。耳石上的日周輪有45圈，從捕獲日期換算回去，該柳葉鰻大約是7月3日誕生的。換言之，日本鰻大約在夏天產卵 (Liao et al., 1996)。耳石日周輪由成長帶 (incremental zone) 和不連續帶 (discontinuous zone) 所構成 (Tzeng 1990, Tzeng & Yu 1998)。成長帶是魚類白天生長旺盛時形成的，不連續帶則是清晨空腹時形成的。兩個帶形成的生物時鐘的概略時間大約是24小時。因此日周輪可以用來推算魚類的生日、日齡及日成長率等。

日本鰻生活史

全世界的淡水鰻 (*Anguilla spp*) 有18種 (Ege 1939)，都是屬於降海洄游性魚類 (Catadromous fish)，亦即在河川中長大迴游到深海產卵 (圖3)。臺灣的淡水鰻有4種，最常見的是日本鰻 (*A. japonica*)，也是臺灣主要的養殖種類，其次是保育類的鱸鰻 (*A. marmorata*)，西里伯斯鰻 (*A. celebesensis*) 和短鰭鰻 (*A. bicolor pacific*) 比較罕見 (Tzeng & Tabeta 1983)。鱸鰻體型最大可以長到28公斤，180公分，17歲 (Williamson 1993, Asian Fisheries Science 6:129-138)。圖4是Williamson博士服務於香港大使館時與在珠江口所捕獲的一尾即將降海產卵的母鱸鰻 (重17公斤) 的合影，他是筆者



圖4.在中國大陸珠江口捕獲的鱸鰻 (重17公斤)。

研究鰻魚生涯中遇到的一位貴人。

日本鰻在陸地上的分布範圍擴及臺灣、中國大陸、韓國及日本。黃鰻在臺灣的陸地河川中生活5-6年後 (Tzeng et al., 2000)，接近成熟時從黃鰻變態為銀鰻 (silver eel)，降河洄游到深海產卵。其產卵場位於Mariana島西方海域 $15^{\circ} N, 140^{\circ} E$ (Tsukamoto 1992, Nature 356: 789-791)，與陸地相隔5,000多公里，游到深海的產卵場產卵要花半年時間，這是鰻魚演化的一項奇蹟。深海區生產貧瘠，天敵少，可保證仔代活存率高，再藉著海流分散風險，將子代散布到東北亞國家的內陸河川的高生產區生長。這種巧妙的生活史策略，是鰻魚在地球上存活下來的原因之一。

日本鰻孵化之後的仔鰻外型酷似柳葉，故稱之

為柳葉鰻（leptocephalus），順著北赤道洋流及黑潮向西北方向移動，大約經過4-5個月（116-138天）的海上漂游後抵達大陸棚區，然後變態成流線型且透明的玻璃鰻（glass eel）。再經過一個多月（32-45天）之後，來到河川入海口，碰到淡水之後身上出現黑色素，稱之為鰻線（elver）。目前鰻魚人工繁殖技術尚未成功，養殖所需的鰻苗，完全仰賴河口捕撈的鰻線，數量稀少時，一尾5公分左右的鰻

線可賣到40元，因價格昂貴，這些全身透明的鰻線有「水中鑽石」之稱。鰻域從產卵場洄游到臺灣河川入海口，經過非常複雜的環境及發育階段變化，這些生活史細節都以日周輪及微化學的訊號記錄在耳石上（Cheng & Tzeng 1996）。圖5是利用臺大地質系的電子微探儀（EPMA），所觀測到的日本鰻從產卵場洄游到河口域的鰻線耳石的Sr/Ca比之時間變化，核心（primordium）的地方Sr/Ca比較低，是反

應親代生活在淡水的現象，隨後Sr/Ca比升高的部分為柳葉鰻在外洋高鹽度海水的生活期，從最高點往下掉是因柳葉鰻變態後，體表的粘液所含的Glycosaminoglycans消失，對Sr的吸收能力下降所致，一直到耳石邊緣（edge）亦即鰻線抵達河口時，Sr/Ca比始終未再上升（Tzeng & Tsai 1994）。因為這項耳石Sr/Ca比測定技術平台之建立，我們發現鰻線不溯河也能在海中完成生活史（Tzeng et al. 2000b, 2002），同時也因為這項技術而有機會與歐美國家合作。

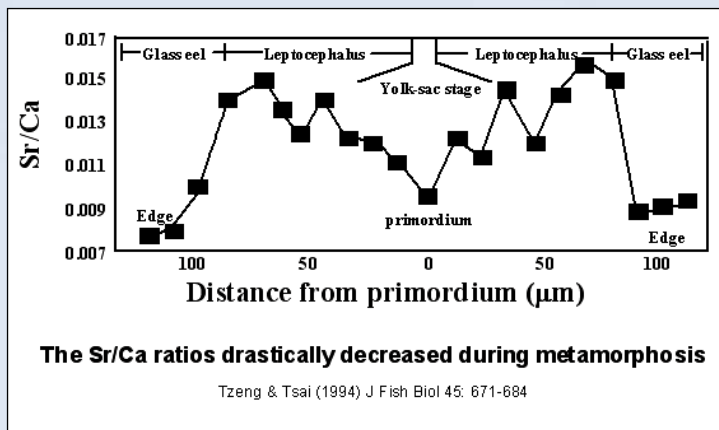


圖5.日本鰻線耳石Sr/Ca比的時間變化。

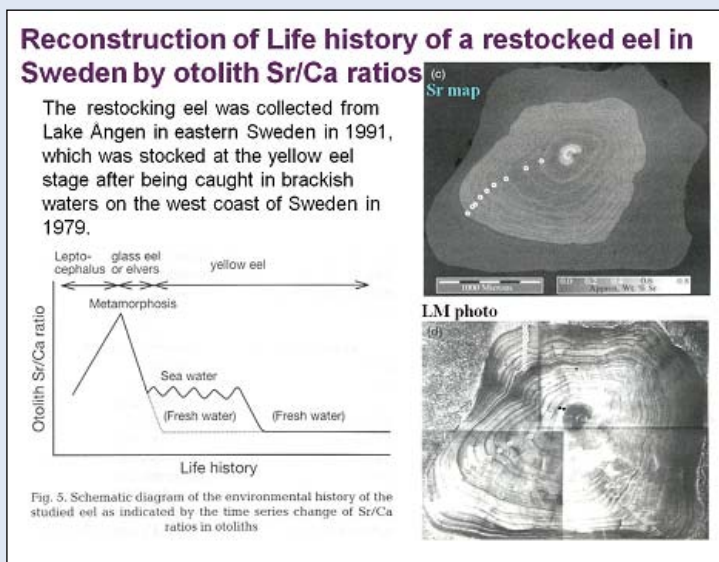


圖6.瑞典Angen湖中所捕獲的一尾歐洲鰻的生活履歷之模式圖（左）以及耳石Sr濃度的EPMA掃描圖（右上）和光學顯微鏡所呈現的年輪（右下）。

耳石的國際合作

利用電子微探儀或耦合電漿質譜儀（ICPMS），在耳石的縱切面上沿著核心至耳石邊緣掃描時，可以再現魚類從出生到死亡為止所吸收的元素之時間變化，進而了解其過去所經歷的生活環境。耳石中的元素大約有31種左右（Campana 1999）。鋇（Sr）是耳石中最富變化的元素，在化學週期表中與鈣同屬鹼族元素，最容易取代耳石中的主要成份（碳酸鈣）中的鈣（Ca），而沉積在耳石中。海水中的鋇濃度是淡水環境中的100倍。因此，從耳石中的Sr/Ca比的時間變化，便可以推測魚類在海水與淡水之間的洄游履歷



研究發展

(Tzeng 1996)。

圖6是臺灣與瑞典及美國合作研究歐洲鰻耳石的一個例子。故事是敘述著一隻歐洲鰻 (*A. anguilla*) 從大西洋藻海誕生之後順著北大西洋洋流漂泊，一年之後來到瑞典西海岸，9年之後被瑞典的漁民移植到東部的Angen湖泊中放養，1991年被捕捉送進人類的五臟廟，總共活了22年。這些流浪過程的點點滴滴都清清楚楚地重現在耳石的年輪及Sr濃度的變化上 (Tzeng et al. 1997)。

圖7是2005-2008年的另一項國際合作計畫的一個研究案例。由臺灣—立陶宛—拉托維亞等3國聯合調查歐洲鰻的洄游環境史。1980年之後，全世界的溫帶鰻 (包括日本鰻、美洲鰻及歐洲鰻) 的資源量皆逐年下降。下降的原因不明，可能和全球氣候變遷、棲地惡化或人類過度捕撈有關。上述兩國地處歐洲鰻分布的邊疆地帶，境內天然鰻明顯減少，於是從英國及法國進口鰻線來放流，以便增加鰻魚產量。但是放流之後，根本無法辨別何者是天然鰻、何者是放流鰻，因而無法進行放流效益評估。我們利用中研院地科所的EPMA，測量耳石中Sr/Ca比的時間變化，幫助他們分辨天然鰻和放流鰻。圖7 (中、下) 這一隻在立陶宛的Curonian潟湖所捕獲的天然歐洲鰻，年齡11歲，前5年耳石的Sr/Ca比較高，表示曾經游過鹽度較高的波羅的海，後5年則在低鹽度的潟湖中度過。如果是放流鰻的話，耳石Sr/Ca比則降到千分之4以下 (圖7上)。因為放流鰻，在鰻線階段直接從法國空運而來沒有游過波羅的海，所以耳石Sr/Ca比在鰻線輪 (EC) 之後沒有升高現象，而能區別天然鰻與放流鰻 (Shiao et al. 2006)。

外在環境中的元素如何進入耳石是一個很複雜的生物地化過程 (biogeochemical process)。元素在耳石上的累積，除了受魚類發育階段和生理以及環境的影響之外，同時也受碳酸鈣結晶型的影響。碳酸鈣有3種同份異構物的結晶型，當耳石的碳酸鈣的結晶型，不知什麼原因，從Aragonite變成Vaterite

時，陽離子的配位數從9變為6，有效離子半徑增加，兩價的Sr進入Vaterite的晶格便受到限制，這時外在環境中即使有高濃度的Sr，也不易在耳石中表現。因此當耳石的結晶型改變時，用耳石Sr/Ca比來識別其迴游環境就會產生誤差 (Tzeng et al. 2007)。耳石的形成機制，是今後的重要研究課題。

結語

耳石像是百寶箱一樣，蘊藏著許多魚類生活史的秘密。利用耳石微細構造及微化學的分析，可以拼湊魚類過去的洄游環境史。同時耳石也可以應用在古氣候 (氧同位素)、環境變化警訊 (微量元

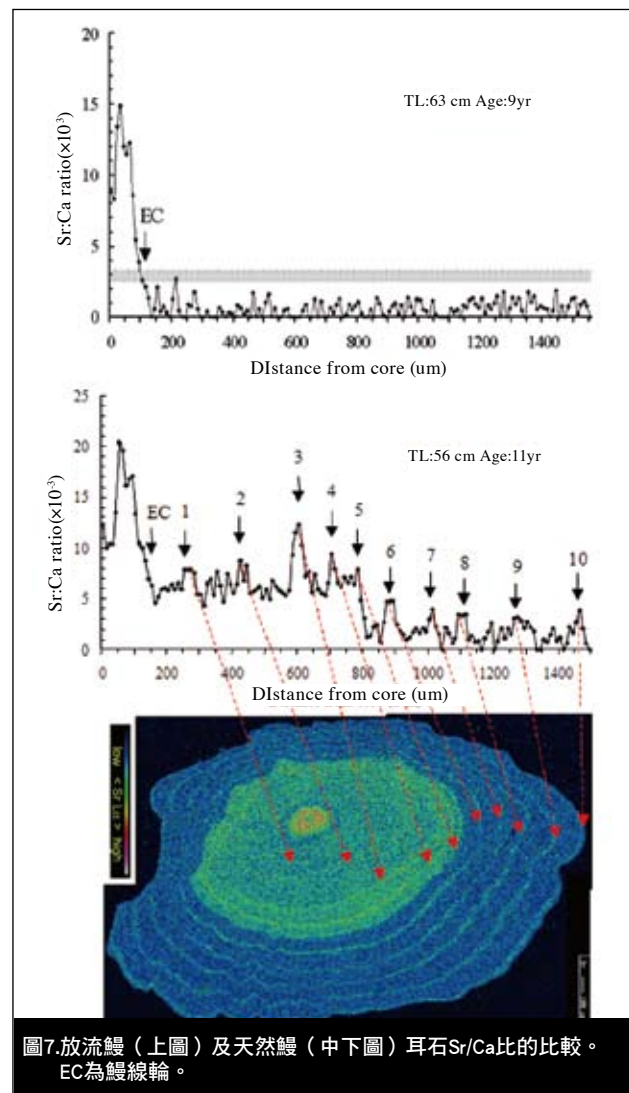


圖7.放流鰻 (上圖) 及天然鰻 (中下圖) 耳石Sr/Ca比的比較。EC為鰻線輪。

素)以及考古學(化石)的研究。第一屆耳石研究及應用國際研討會,在Hilton Head, South Carolina, USA (1993)舉行;接著又在Bergen, Norway (1998)和Townsville, Australia (2004)舉行,每

年都吸引很多學者參加。2009年又即將在Monterey, California, USA舉行。目睹耳石研究的快速地發展及其無窮潛力,相信耳石很快會變成魚類生態研究的共同語言。(本文策畫/動物所陳俊宏所長)

參考文獻：

- [1] Tzeng WN (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(1): 75-81.
- [2] Tzeng WN (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.
- [3] Cheng PW and Tzeng WN (1996) Timing of metamorphosis and estuarine arrival across the dispersal range of the Japanese eel *Anguilla japonica*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 131:87-96.
- [4] Tzeng WN, Severin KP and Wickström H (1997) Use of otolith microchemistry to investigate the environmental history of European eel *Anguilla anguilla*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 149:73-81
- [5] Shiao JC, Lozys L, Iizuka Y and Tzeng WN (2006) Migratory patterns and contribution of stocking to the population of European eel in Lithuanian waters as indicated by otolith Sr : Ca ratios. *J Fish Biol.* 69(3): 749-769.
- [6] Tzeng WN, Chang CW, Wang CH, Shiao JC, Iizuka Y, Yang YJ, You CF and Lozys L (2007) Misidentification of the migratory history of anguillid eels by Sr/Ca ratios of vaterite otoliths. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 348:285-295.

幸福布告欄

一張校友證通行臺大

- ※ 圖書館閱覽：憑證可進入圖書館查閱資料。洽詢(02)33662355
- ※ 體育設施使用：以優惠價格使用母校游泳池、網球場及小巨蛋。洽詢(02)33665959體育室及綜合體育館
- ※ 校園停車優惠：校總區停車每30分鐘收費15元（水源校區10元）。詳洽(02)33662186
- ※ 校友電子信箱：憑證至計算機及資訊網路中心辦理校友電子信箱，請先至網站申請帳號。
網站<http://apply.cc.ntu.edu.tw/>
電話(02)33665022 or (02)33665023
- ※ 校園無線網路帳號申請：免費申請。請先至計資中心申請校友e-mail帳號。
網站<https://wireless.ntu.edu.tw/Alumni/index.php>
電話(02)33665011
- ※ 溪頭教育中心：住宿溪頭教育中心非假日5折，假日7折。
網站<http://homepage.ntu.edu.tw/~exfochitou/citoedct/citoedtc.htm>。
電話：(049)2612345
- ※ 另有校園餐廳優惠。

- 辦理方式：可親至或郵寄本校校友聯絡室辦理，亦得委託他人辦理。惟委託他人辦理須填寫委託書。
- 須備證件：校友證申請表1份、身分證正反面影本（外籍人士請提供護照影本）、畢業證書正本（或影本）1份、一寸或二吋脫帽照片2張。
- 費用：新台幣300元整。以校友閱覽證換發校友證免費。
- 辦理地點：臺北市10617羅斯福路4段1號 國立臺灣大學「校友聯絡室」
- 服務時間：週一至週五，早上9:00至下午4:00。
- 服務電話：(02)33662042；(02)23661058
- 傳真：(02)23661059
- 劃撥方式：郵寄辦理者，需將身分證件影本、照片、連同校友證申請表及郵局劃撥單收據影本，寄至「臺灣大學校友聯絡室」收；請於劃撥單背面通訊欄註明「校友證工本費」。戶名：國立臺灣大學，劃撥帳號：17653341。
- 校友證使用義務：限本人使用，不得偽造、變造或轉借他人。違反規定者將收回其證，兩年內不得再申請。
- 校友證遺失與補發：有效期限為5年，遺失及補發證件另收取新臺幣300元整。