

鰻魚的生活史及演化

曾萬年 / 台灣大學動物學系

一、前言

鰻魚是陸海之間的洄游性魚類。每年冬季，日本鰻的鰻線從外海洄游到河口域，夜間順著潮水溯河而上時，漁民將之捕撈，在池塘中飼養一至二年就可成長到上市體長。鰻魚外銷國外為台灣賺取不少外匯，對漁村經濟發展貢獻很大。鰻魚繼恐龍滅絕之後開始興盛繁榮，經長期適應之後演化出特殊的生活史而存活至今。本文將介紹鰻魚的種類與類緣關係、生態、生活史及洄游特性。

二、種化及擴散途徑

鰻魚屬於鰻鱺科 (*Anguillidae*)，鰻屬 (*Anguillus*)。全世界總共有十八種 (Castle and Williamson, 1974)。台灣地區有四種，最常見者為日本鰻 (*Anguilla japonica*) 及鱸鰻 (*A. marmorata*)；西里伯斯鰻 (*A. celebesensis*) 及短鰭鰻 (*A. bicolor pacifica*) 則較罕見 (Tzeng, 1982; Tzeng and Tabeta, 1983)。四種鰻魚的體表花紋、背鰭至臀鰭之間的距離及習性截然不同。鱸鰻及西里伯斯鰻身上有花紋，其它二種則無；除短鰭鰻為短鰭型外其餘三種皆為長鰭型；日本鰻為溫帶性而其餘三種則為熱帶性。

根據粒腺體DNA的16S核糖體RNA (mitochondrial 16S ribosomal RNA) 及細胞色素b (cytochrome b) 基因序列的分析結果，可看出全世界十八種鰻魚的類緣關係與現今鰻魚的地理分布非常吻合。由基因相似度的分群現象可以說明十八種鰻魚的演化路線 (Ishikawa *et al.*, 1999)，最原始的祖先種為婆羅洲鰻 (*A.*

borneensis)，發源於現今的印尼附近，其餘的十七種分為A、B兩大群，分別往東西向擴散。A群為非洲鰻 (*A. mossambica*)，美洲鰻 (*A. rostrata*) 及歐洲鰻 (*A. anguilla*)。美洲鰻及歐洲鰻大約3千萬年前進入大西洋。B群往東方擴散，進入南太平洋的種類分別是澳洲溫帶鰻 *A. australis* 及熱帶鰻 *A. dieffenbachi*、*A. reinhardti*。進入中太平洋的有西里伯斯鰻 (*A. celebesensis*)、大口鰻 (*A. megastoma*) 及其他四種等。進入北太平洋的有日本鰻。鱸鰻則廣泛分布於印度洋及太平洋的熱帶地區。圖一是說明十八種鰻魚的擴散情形，以及美洲鰻與歐洲鰻由印度洋進入大西洋的可能途徑。

從現今的陸地分布來看，在赤道地區的印度洋與大西洋是不相通的，但是DNA的證據告訴我們，大西洋的兩種鰻魚與印度太平洋的鰻魚是來自同一個祖先。換言之，美洲鰻及歐洲鰻是由印度洋進入大西洋的 (圖一)。那麼牠們是如何游過去的呢？要想知道這一幕的歷史情景，時間可能要回溯到二千五百萬年



圖一 鰻魚種化之後的擴散途徑。一億年前大西洋尚在擴張中，歐亞大陸與非洲之間有一條古赤道海。美洲鰻與歐洲鰻大約在二五 萬年前古赤道海尚未關閉時從印度洋進入大西洋的 (Ishikawa *et al.*, 1999)

至三千萬年前。鰻魚是熱帶起源，印度太平洋的鰻魚不可能繞道冰冷的兩極進入大西洋的，只能走赤道路線，因此才有所謂赤道走廊假說 (Tethys Corrido Hypothesis) 之倡議。當時的古海洋在北非與南歐之間有一個叫赤道海 (Tethys Sea) 的通道，而這個通道是在二千五百至三千年前關閉的。換句話說，現在大西洋的美洲鰻及歐洲鰻必須在那段期間之前進入大西洋，否則就無法傳播到大西洋。

DNA 的分子演化技術，可以讓我們尋找生物演化的軌跡。不過隨著交通工具的發達，人們攜帶境外動植物進入本國的機會頻繁，常會發現在國內不應該出現的外來種生物。筆者最近調查台灣南部高屏溪的天然鰻魚時，竟然發現美洲鰻已在台灣天然河川中生長了八至十年，而且已經成熟即將降河產卵。追查結果，這些美洲鰻應該是過去台灣養鰻興盛時期，因日本鰻的鰻線短缺，而從美國進口美洲鰻的鰻線補充國內日本鰻鰻線的不足，在池塘養殖時，不小心逃到天然河川中的，人們在不知不覺中已擾亂了鰻魚原有的地理分布。美洲鰻究竟會不會對本地族群造成衝擊，以及在無法回到原產地時，會不會因循著日本鰻的洄游路線洄游到產卵場並與之雜交，都是值得憂慮的問題。

三、生態

鰻魚在河川中長大、成熟後洄游到海洋中產卵，一生只產一次卵，產卵之後就死亡。這種生活模式，正好與鮭魚的溯河洄游習性相反，稱之為降河洄游性。其生活史分為卵期 (egg-stage)、柳葉鰻 (Letocephalus)、玻璃鰻 (glass eel)、鰻線 (elvers)、黃鰻 (yellow eel) 及銀鰻 (silver eel) 等五個發育階段。為了適應環境，不同階段的體型及體色都有很大的改變。柳葉鰻的身體側扁、薄如柳葉，適合海上的長距離漂游，接近沿岸水域時，身體變成流線型的玻璃鰻，以便脫離外洋的強勁海流，進入河口域身體出現黑色素，稱之為鰻線。在河川的成長期間腹部呈黃色，稱之為黃鰻。成熟時身體成為銀白色，稱之為銀鰻，同時眼睛變大，胸鰭加寬，以便適應深海產卵洄游。丹

麥科學家 Johannes Schmidt (1877-1933)，是第一個揭開鰻魚生活史秘密者，在 Schmidt 之前的研究者並不知道鰻魚的生活史及體型有這麼曲折的變化，而把柳葉鰻當成不同的種類。

各種鰻魚的洄游模式大同小異，圖二是日本鰻生活史及洄游路徑示意圖。日本鰻每年五至六月在菲律賓東方海域產卵，孵化之後的柳葉鰻，順著海流往西北方向漂送，十一至十二月接近沿岸水域時變態成為玻璃鰻，十二至三月進入東北亞國家河口域，在河川中成長六至八年後才成熟，每年九至二月銀鰻進行降河洄游產卵。

鰻魚的性別是後天環境決定的，族群數量少時，雌魚的比例會增加，反之則減少。台灣的天然河川中鰻魚雌雄的比例非常懸殊，雌魚占 90% 以上 (Tzeng *et al.*, 1995)，顯示台灣河川內的鰻魚族群數量很少。鰻魚的成長速度及成熟年齡，有性別上的差異，日本鰻的平均成熟年齡，雄性為六 四歲，體長為四八 三公分，雌性為八 三歲，六一 四公分 (Tzeng *et al.*, 2000a)。鰻魚的性比及成熟年齡、體長的變化，都是為了保證生殖的成功，雌魚的比例愈多、體型愈大，產生的後代愈多，愈有利於族群的增大。鰻魚的最大年齡，有種類及緯度上的差異，高緯度及溫帶性的種類壽命較長，低緯度及熱帶性則較短。北溫帶的歐洲



圖二 日本鰻的生活史及洄游示意圖 (改自小澤、林, 1999)。



圖三 降河洄游的雌性鱸鰻 (*Anguilla marmorata*)，體重17公斤 (Williamson 1993)

鰻的最大年齡可超過八十歲。熱帶性的鱸鰻顯然也不小，圖三是筆者的一位英國朋友一九六七年任職於香港時，在廣州珠江捕獲的一條鱸鰻，體長為一五六公分、體重達十七公斤、年齡十六歲以上 (Williamson, 1993)。

鰻魚一般於秋天雨水充沛時下海產卵，於二

年十一月象神颱風期間，在基隆深澳電廠附近的溪流出現一條長年居住在山溪潤而被颱風雨水沖下的鱸鰻，體長約一四五公分，鱸鰻是保育類動物，被捕捉之後成為基隆市政府的財產，二一年三月間，曾經在宜蘭縣政府所舉辦的綠色博覽會中展出，因飼養不易，基隆市政府已於同年五月三日予以放生。

鱸鰻生性兇猛，會攻擊人畜，因此鱸鰻被比喻為「流氓」，是兩者台語發音相同之故。據說早期自來水尚未普及時，居民常在新店溪旁殺雞殺鴨，有一天某婦人正在宰殺一隻雞時，一不留神鰻魚就把雞給搶走

了，婦人手上只剩下雞頭，心有不甘，於是回家拿了古時候用的秤，鉤住雞頭，竟然又把那隻惡形惡狀的鱸鰻給釣上來了（參見淡水河的故事，民生報出版），這表示過去的新店溪很適合鰻魚的生存，現今河川污染嚴重，這些景象已不復存在。鰻魚韌性強、壽命長，民間習俗認為吃鰻魚很補。因長期捕撈及環境污染關係，河川中的天然鰻魚已經非常稀少，鱸鰻因而被列為保育類動物不能隨意捕捉，大家常見的種類大都是養殖的日本鰻。

四、產卵場

每種鰻魚，有各自的產卵場。例如美洲鰻及歐洲鰻的產卵場，據推測是位於大西洋百慕達附近的藻海 (Sagasso Sea)，而日本鰻的產卵場則位於太平洋馬里亞納島西側海域。日本鰻的產卵場，是經過長時間的研究摸索才發現的。日本的鰻魚研究泰斗 - 松井魁博士 (Matsui, 1957)，認為日本鰻的產卵場應該在台灣以東、琉球以南海域，其所持理由是日本鰻在陸地上分布的最南界為台灣，因此推測其產卵場可能在台灣的東方海域，但將近三十年的調查，始終無法採集到剛孵化的柳葉鰻，而未能證實。台灣的鰻魚專家郭河先生(1971)，根據台灣西岸鰻線的數量比東部多的情形來看，認為日本鰻產卵場應位於台灣的西南海域。這兩個假說，後來都證明不是真的。

鰻線耳石日周輪的研究 (Tabeta *et al.*, 1987; Tzeng 1990)，提供了尋找日本鰻產卵場的新思考模式。魚類的耳石每天形成一輪，由輪數可以知道其日齡及回推其孵化日。圖四是日本鰻鰻線耳石上的日周輪。每年冬季在台灣河口域出現的鰻線，由耳石日周輪推算其日齡，大約是四至五個月大，換句話說，鰻魚是在夏季出生的，從產卵場漂游到台灣大約需要四至五個月的時間 (Cheng and Tzeng, 1996)，以北赤道洋流的流速 ($V = 30 \text{ cm s}^{-1}$) 來估算，柳葉鰻五個月的時間 (t) 所漂過的距離 (D) 大約是三八八八公里左右 (亦即 $D = V t$)。因此，日本鰻的產卵場應該是在台灣東部海流的上游四千公里左右的地方。根據這樣的假設，日本東京大學果然於一九九一年六至七月在馬里亞納島西方



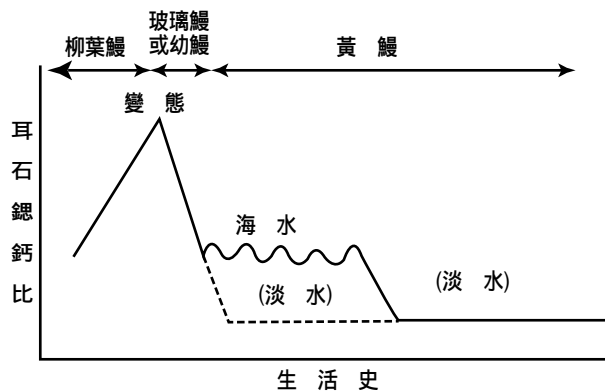
圖四 日本鰻耳石的橫切面，中心黑色及白色放射狀部分為卵囊仔魚期，接下來的黑白相間的同心圓就是鰻線時期的日周輪部分。本相片是電子顯微鏡下放大二千倍所拍攝的。標尺=10 μ m(Tzeng, 1990)

(15°N,140°E)發現了日本鰻的產卵場 (Tsukamoto, 1992)。為了證實這一項發現，台灣的研究船於一九九五年八月也在產卵場附近首次採獲體長27-31mm，日齡四十一至四十六天的三尾柳葉鰻，回推其生日為七月一至三日 (Liao *et al.*, 1996)。

五、洄游

夏天在馬里亞納島附近出生的柳葉鰻，以被動洄游方式順著北赤道洋流往西輸送，到了菲律賓東方之後還未到變態的體型，因而繼續漂游，北轉進入黑潮流域，十二至一月左右漂游到台灣附近時，體長已經長到50-60mm，並變態成為玻璃鰻，然後脫離黑潮進入沿岸水域，發育較慢的柳葉鰻，繼續往日本方向移動（圖二）。台灣與日本的柳葉鰻變態的時間，平均相差二十二天，如果以這個時間乘以黑潮的平均流速（即2.5浬/小時），大約是二—三公里，相當於台灣到日本的距離 (Cheng and Tzeng, 1996)。由此可見黑潮在鰻魚的地理分布上扮演非常重要的角色，而鰻魚要漂到哪一個國家，就看柳葉鰻變態的日齡而定。柳葉鰻變態之後成為玻璃鰻，大約經過一個月左右時間就到達河口域而成為鰻線。

鰻線到達河口域之後，大部分都會溯河，在河川中生長，直到降河產卵的銀鰻為止，但最近由耳石化學的研究，顯示有一部分鰻魚不溯河而停留在鹹淡



圖五 鰻魚經過海水及淡水環境時，耳石鋇/鈣比的變化情形(Tzeng *et al.*, 1997)

水區，成長至銀鰻階段才降海產卵。這項發現證實鰻魚可以不經過淡水生活階段，而在海水中完成其生活史，這與過去認為鰻魚是陸海洄游的觀念有很大差別 (Tzeng *et al.*, 1997; 2000b; Tsukamoto *et al.*, 1998)。耳石的主要成分為碳酸鈣，其中鈣離子容易被週期表同族的鋇所取代，海水中鋇的含量比淡水者多，鰻魚在鹹淡水時所攝取的鋇就比在淡水時多，耳石在沉積的過程中自然會反映這種現象，因此耳石的鋇/鈣比是研究陸海洄游魚類的一項重要指標(Tzeng, 1995; 1996; Tzeng and Tsai, 1994; Tzeng *et al.*, 1999; 2000a)。圖五是鰻魚經過不同環境時的耳石鋇/鈣比的變化。

另一方面，日本鰻在台灣、中國大陸、韓國及日本等國家的河川中長大成熟之後，如何洄游到產卵場，仍然是個謎。科學家曾經利用超音波標示法，追蹤其降海洄游的路徑，但因追蹤的日數非常短，無法窺知全貌。也曾經利用小型潛艇潛航到馬里亞納島附近的產卵場想一窺究竟，也都無功而返，鰻魚的生活史仍然留下很多謎團，還有待今後進一步研究。

六、結語

魚類的本能，常常是超乎我們人類所能想像。日本鰻為什麼要從亞洲內陸河川，千里迢迢游上五至六千公里到深洋的地方產卵？究竟是靠什麼感知能力及導航系統引導牠到產卵場？其子代又要花將近半年的時間才洄游到生長地，究竟這樣的長距離洄游，在生存競爭策略上有什麼優勢，值得進一步思考。

參考文獻

- 小澤貴和、林征一 (1999), 鰻魚的科學 - 解開的謎及驚人的生命力, 頁 124, 恆星社厚生閣。(日文)
- 郭河 (1971), 臺灣地區鰻線的接岸洄游, 養殖 (一九七一年一月號), 52-56。(日文期刊)
- Castle, D. H. J. and G. R. Williamson (1974) On the validity of the freshwater eel species *Anguilla ancestralis* Ege from Celebes. *Copeia*, **2**, 569-570.
- Cheng, P. W. and W. N. Tzeng (1996) Timing of metamorphosis and estuarine arrival across the dispersal range of the Japanese eel *Anguilla japonica*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **131**, 87-96.
- Ishikawa, S., J. Aoyama, M. Nishida and K. Tsukamoto (1999) Molecular genetic approach to the ecology of the freshwater eel, genus *Anguilla*. Proceedings of Symposium on Molecular Bioengineering of Food Animals, 117-125.
- Liao I. C., C. K. Kuo, 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.*, **4**(2), 107-116.
- Matsui I. (1957) On the Records of a leptocephalus and catadromous eels of *Anguilla japonica* in the waters around Japan with a presumption of their spawning places. *J. Shimonoseki Univ. Fish.*, **7**, 151-167.
- 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. Scient. Fish.*, **41**, 129-136.
- Tsukamoto K. (1992) Discovery of the spawning area for Japanese eel. *Nature*, **356**, 789-791.
- Tzeng W. N. (1982) New record of the eel, *Anguilla celebesensis* Kaup, from Taiwan. *Bioscience*, **19**, 57-66.
- 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 increment. *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. *Zool. Stud.* **34**(Suppl), 1234-236.
- 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 Tabeta O. (1983) First record of the short-finned eel *Anguilla bicolor pacifica* from Taiwan. *Bull. Jap. Soc. Scient. Fish.* **49**, 27-32.
- 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., P. W. Cheng and F. Y. Lin (1995) Relative abundance, sex ratio and population structure of the Japanese eel *Anguilla japonica* in the Tanshui River system of northern Taiwan. *J. Fish Biol.* **46**, 183-201.
- Tzeng W. N., Severin K. P. and Wickstrom H. (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., Severin K. P., Wickstrom H., Wang C. H. (1999) Strontium bands in relation to age marks in otoliths of European eel *Anguilla anguilla*. *Zool. Stud.* **38**(4), 452-457.
- Tzeng W. N., H. R. Lin, C. H. Wang and S. N. Xu (2000a) Differences in size and growth rates of male and female migrating Japanese eels in Pearl River, China. *J. Fish Biol.* **57**, 1245-1253.
- Tzeng W. N., Wang C. H., Wickstrom H. and Reizenstein M. (2000b) Occurrence of the semi-catadromous European eel *Anguilla anguilla* in the Baltic Sea. *Mar. Biol.* **137**, 93-98.
- Williamson G. R. (1993) The eels *Anguilla marmorata* and *A. japonica* in the Pearl River, China, and Hong Kong. *Asian Fisheries Science* **6**, 129-138.

(收稿日期：90年5月10日；接受刊登：90年5月31日)