

淺談魚類耳石的微細構造及其生態應用

葉念慈¹、王友慈¹、江俊億²、曾萬年³

¹水產試驗所海洋漁業組

²國立海洋科技博物館籌備處研究規劃組

³國立臺灣大學漁業科學研究所

耳石 (otolith) 係由碳酸鈣和有機基質交互沈積所形成的生物礦化結晶，位於魚類內耳的膜質迷路，主要功能在維持魚類身體運動之平衡以及其聽覺。耳石會隨著魚體的成長出現日週輪及年週輪，因此由耳石結構的週期變化可以測定魚類的年齡；也可由其所沉積的微量元素的組成，推測其每天生活史細節及其洄游環境。利用耳石作為工具以進行魚類生活史的相關研究越來越多。本文將介紹耳石的構造、形成機制與其相關的生態研究和應用，引領大家進入耳石的奧妙世界。

耳石的形態及特徵

硬骨魚類的耳石有三對，分別位於內耳中的橢圓囊、球狀囊及聽囊中 (Secor et al., 1991)，三對耳石的相對大小，因種而異 (圖 1)，一般來說，球狀囊中的矢狀石 (Sagitta) 最大，其次是扁平石 (Lapillus)，而聽囊的星狀石 (Asteriscus) 最小 (圖 2)，但在鯰形目和鯉形目等骨鰐魚類中則是以星狀石較大 (Adams, 1940)。魚類耳石具不同方向的成長軸，導致成長速度的差異，前後端因成長較快，會出現前吻突和後吻突；內側面則因

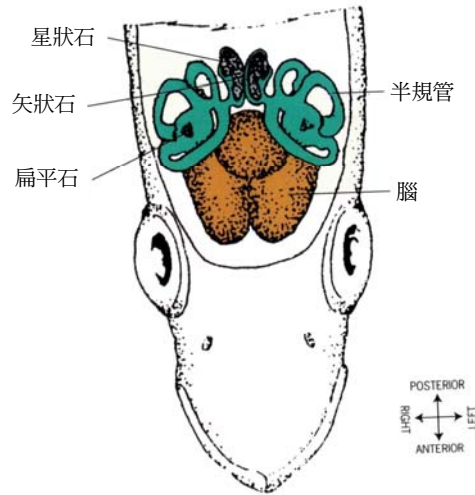


圖 1 真骨魚類的頭蓋骨掀開後所顯示的三對耳石位置 (Secor et al., 1991)

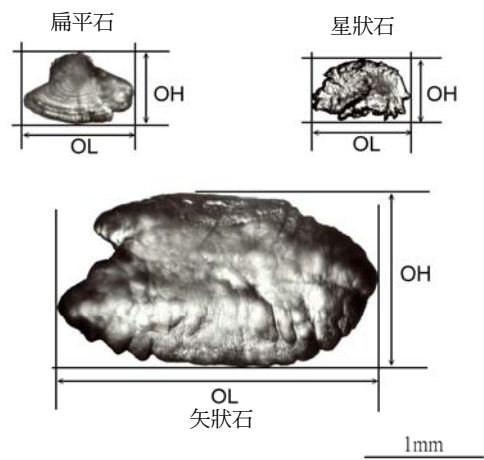


圖 2 日本鰻 (*Anguilla japonica*)，體長=45.9cm，三對耳石的外觀型態 (OL：耳石長度；OH：耳石高) (江俊億, 2009)

與感覺神經細胞相連接，會有深溝構造，以便傳導運動與聽覺信號。

不同種類的魚類，其生存環境與生態習性不同，因此耳石的外觀與形態各異。科學家發現耳石的大小與魚類游泳速度成反比，亦即游泳速度較快的表層洄游魚類，如鯖科的鮪魚，其耳石的相對大小會比游泳速度慢的底棲魚類小得多，主要是因為洄游性魚類需要有優異的加速及迴轉能力，小的耳石較容易反應運動狀態的改變，幫助魚類保持身體平衡 (Campana, 2004)。此外，聽覺敏銳的魚則多半擁有較大的矢狀石。即使是同一種魚類，耳石的大小與形狀也不會一成不變，大部分的魚類在仔魚期時，其耳石形狀都相對較平滑及接近扁圓形，隨著魚體成長，耳石會逐漸增大且外觀形狀也開始分歧；而不同的系群若經歷不同的生活環境時，也可能使耳石外觀或形狀上產生些許差異。因此，耳石的形態學可以當作魚類的種類鑑定及系群辨別之工具，甚至藉由檢測掠食者胃內含物或糞便中不易消化的耳石的大小與形狀，能夠重建掠食者的食性，進而了解掠食者與被掠食者的食物網關係 (Murie & Lavigne, 1985; Barrett et al., 1990)。

耳石的形成與微細構造

耳石由90%以上的碳酸鈣 (CaCO_3) 和1—9%的有機基質以及不到 1%的次要與微量元素所構成。耳石被耳石囊中的內淋巴液 (Endolymph) 所包覆，各類元素必須通過魚體細胞層層關卡的篩選，才能進入耳石囊的內淋巴液，然後沉積在耳石上，可見耳石元

素的沉積過程非常複雜。除了外在環境的影響外，內淋巴液中的物理、化學以及生物性因子 (例如發育階段變化、生長以及新陳代謝等) 都會調控碳酸鈣及有機質在耳石上的沉積，進而影響耳石增長的速率。當種種調控因子出現週期性變化時，便會在耳石上留下一明一暗交替的輪紋。在高倍顯微鏡下觀察耳石的外觀，會發現耳石呈現一圈圈的同心圓，明帶呈寬而半透明狀，稱之為成長帶，主要是由碳酸鈣構成；而暗帶則是一窄而暗的不連續帶，含有較多的有機基質 (圖 3)。週期性的輪紋可以大略分為日週輪、季節性輪及年輪。

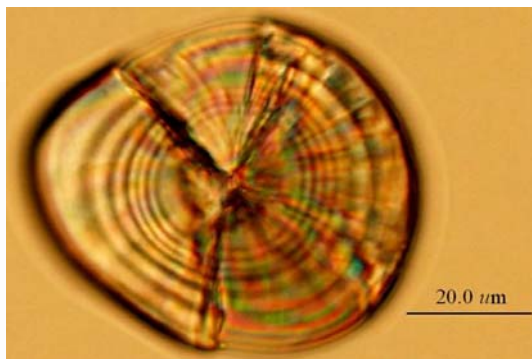


圖3 圓花鯉(*Auxis rochei*)仔稚魚(體長 6.8mm)的矢狀石，在光學顯微鏡透光下之日週輪結構

日週輪的形成週期約為 24 小時，一明一暗的成長帶及不連續帶即代表一天的意思，藉由計算耳石內一明一暗的日週輪即可了解該魚類在初期生活史階段的日成長及生活史。日週輪一般在透光顯微鏡下便可看到些微輪紋，但是有時耳石太厚或成長太慢或太小，則必須經由特殊處理，一般是以樹脂包埋耳石後，以不同粗細顆粒的砂紙及氧化鋁粉加以研磨至耳石核心出現，再利用清水將

耳石研磨面洗淨至平滑，置入烤箱中乾燥，最後依據不同的研究目的進行適當處理。例如要以掃描式電子顯微鏡 (Scanning Electron Microscope, SEM) (圖 4) 進行觀察時，耳石必須先以 EDTA 或 HCl 腐蝕，乾燥後在樣品表面覆蓋一層金的薄膜就能利用掃描式電子顯微鏡觀察日週輪的微細構造。耳石日週輪的形成，主要是受到光週期的調控。在正常的光週期下，日週輪的成長帶是在日間形成，而夜間則形成不連續帶，所以當日夜交替時，就會產生規律的明暗交替。一些外在因素例如水溫、鹽度及攝食量等和魚類本身的內在因素例如生理條件、新陳代謝速率等也會影響日週輪的形成速率，因此藉由明暗之間的寬度變化，可以用來推測魚類日成長率的變化。年輪則以年為單位，一般來說，春夏時光照及水溫適合魚類生長，攝餌及活動量增加，耳石的增長速率加快，形成所謂的成長帶；秋冬時光照減弱、水溫降低，影響魚類的攝餌及新陳代謝，耳石緩慢沉澱形成不連續帶，這兩個區域的交替便形成年輪。耳石年輪如同樹木的樹輪般，可以用來表示該魚被捕撈當下的年齡。

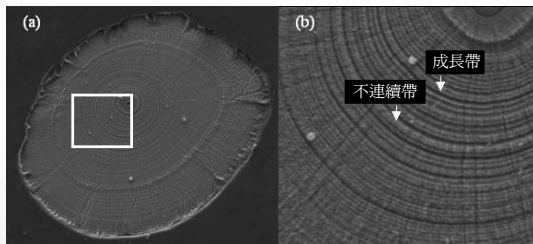


圖 4 鱸鰻(*Anguilla japonica*)鰾線在 SEM 下所顯現的日週輪結構。(a)全耳石；(b)圖 a 白色方框局部放大圖，白色及黑色條紋分別表示成長帶及不連續帶(曾等，未發表)

年齡與成長的基礎研究對於漁業科學領域是相當重要的。在初期生活史階段，日週輪結構可以清楚表示環境的變化對仔魚的成長及活存率的影響，進而了解影響族群加入量變化的因子。在成魚方面，可以根據年齡及成長的資料推測漁撈對資源的影響、管理政策的實效、了解生活史事件及確定未來資源利用的最大生產量。正因為耳石具備穩定記錄成長變化的特性，因此向來受到漁業科學家們的重視，並廣泛的應用於各項研究。

耳石的微化學 (Microchemistry)

耳石的形成主要是在耳石囊腔裡，由鈣離子 (Ca^{2+}) 與碳酸根離子 (CO_3^{2-}) 結合所構成的碳酸鈣結晶。鈣離子首先必須通過耳石囊近端的基側細胞膜 (Basolateral membrane) 進入囊壁細胞內，接著再藉由鈣幫浦或鈉鈣交換體釋至遠端細胞膜 (Distal membrane) 進入囊腔，與碳酸根離子結合形成耳石結晶。在形成過程中，經常會摻雜某些微量元素，例如銦 (Sr) 和鋇 (Ba)。雖然這些元素在耳石中含量不高 (只有少於 1%)，但卻能提供很多訊息，近年來對於魚類生態學研究有非常大的幫助。由於耳石有隨著魚體同步成長的特性，讓這些元素得以詳實的反應魚類所經歷的外在環境之變化，例如水中的元素濃度、溫度與鹽度變化，以及魚體本身的生理變化等。

在耳石微化學的實際應用上，以銦、鋇及碳氧同位素最為普遍，主要是因為這些元素在耳石中的濃度變化之因果關係較為科學家所接受。其中銦元素是最常被用來研究魚

類在淡、海水間的洄游行為，研究已證實，魚類耳石中的鋇鈣比與水體鹽度間具有正相關，這是由於碳酸鈣在沉積過程中，鈣離子會被同為鹼土族且離子半徑相似的鋇所取代，而海水中鋇含量比淡水高 100 倍，因此可以藉由鋇鈣比的時間變化，究明魚類在淡、海水間的洄游過程；耳石中的鋇元素也同樣被認為能強烈反應外界水體環境的鋇濃度，可用來重建魚類經歷過的外界環境特性。在環境溫度方面，魚類耳石內元素與外界水體溫度變化的關係之研究很多，其中氧同位素 ($\delta^{18}\text{O}$) 被證實會隨著水溫的升高而降低。其它像是錳 (Mn)、鋁 (Al)、鐵 (Fe) 等也都曾被用以反應外界水體環境的元素濃度，提供科學家作為種群判定與環境污染監測的指標。

目前耳石微量元素的分析方法大致可分為兩種：(1)整顆耳石的溶解方式：將整顆耳石溶解後，利用 Solution-based ICPMS 測定微量元素。這種方法可測得較多的元素，亦即個體從出生到死亡為止的環境訊息總合。透過耳石所含元素的比較，可以了解族群的混合比例以及不同族群的棲息環境之特性，

這對於研究魚類族群的生活環境及漁業管理上都有極大的幫助。(2)局部熔蝕方式：耳石元素的測定是以熔蝕取樣的方法，以定點或穿越線的方式，可以獲得該樣點的耳石元素組成，用來了解當時的生活史階段的週遭環境水體的特性 (圖 5)。例如對耳石的核心及邊緣區域的取樣分析，能夠辨認個體的出生地或族群發源地的差異以及成長為仔魚後的散布情形，進而了解不同發育階段的生活史資訊。雖然打點取樣分析的方式所測量的元素較溶解方式來得少，但能提供相當豐富的時間變化訊息，因此成為耳石微化學分析上廣為運用的技術之一。

結語

一顆渺小的耳石卻記載不可思議的秘密，不僅是測定魚類年齡的計時器，更是生活環境的記錄器，在魚類的生活史、生物學及族群動態學上扮演著相當重要的角色，未來若能進一步與生物技術結合，相信可以在海洋魚類生物學領域創造更豐碩的研究成果。

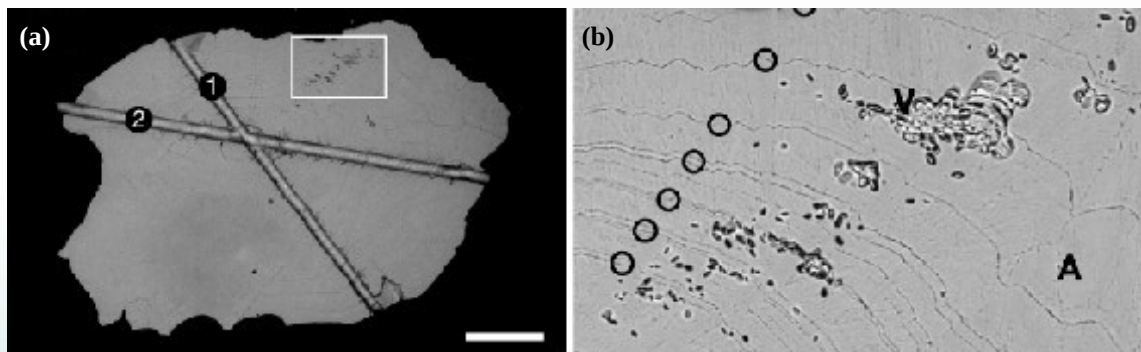


圖 5 (a)日本鰻耳石矢狀石在掃描式電子顯微鏡下所顯示的年輪(黑色圓圈)及熔蝕測定的穿越線痕跡；(b)為(a)中白色方框的局部放大(比例尺：500 μm) (Tzeng et al., 2007)。