

國立臺灣大學理學院海洋研究所



碩士論文

Institute of Oceanography
College of Science

National Taiwan University

Master Thesis

東亞島弧海域小鰭鰭尾鯨初期生活史與族群遺傳結構
之探討

Early life history and population genetic structure of
Uropterygius micropterus around East Asian Island Arc

黃文謙

Wen-Chien Huang

指導教授：蕭仁傑 博士

廖德裕 博士

Advisor: Jen-Chieh Shiao, Ph.D.

Te-Yu Liao, Ph.D.

中華民國 105 年 1 月

January, 2016



致謝

文行至此，代表現階段的研究生涯即將畫上逗號，雖然後續的樂章會如何發展還無頭緒，但對於現階段所完成的本篇論文，特別是能夠研究我最喜愛的裸胸鯙，我覺得非常幸運、幸福!由衷感謝所有幫助過我的人，特別是兩位指導教授蕭仁傑老師與 廖德裕老師，還記得當初剛甄試上找蕭老師討論論文方向時，老師就已經告知了鰻魚研究上的困難性，但我還是很堅持想做相關的研究，老師不但沒有責備我，反而提供了相當自由的空間及許多的資源，使我能夠自行探索研究的樂趣，在您眼中我應該是個不聽話的學生吧!廖老師在題目方向確定後就馬上邀約我到日本石垣島進行採樣，沿路上的討論激發了我很多新的想法，也提供了許多方面的照顧，尤其是在論文初步數據不樂觀時，老師的一席話更是讓我重新持起了信心。此外也很感謝 陳韋仁老師平日對於分子生物實驗上的寶貴意見及幫助，使我在這方面的知識成長了許多。感謝 陳鴻鳴老師在物種名稱及生態習性上提供的建議讓我受益匪淺，陳老師對於臺灣鯙類的貢獻讓我能夠站在巨人的肩膀上，一窺這迷人的鯙類世界。

本篇論文能夠順利完成，一定要感謝最敬愛的瑞宗學長，從一開始萌發的想法，到現在論文的產出，一路上學長總是不斷鼓勵我要堅持、不要放棄，並告訴我研究價值的所在，每次跟學長討論完總能信心滿滿，讓被動的我能夠握好自己的夢想。此外在本篇研究中，樣本採集絕對是最吃重的工作之一，這裡一定要特別感謝野外戰鬥好夥伴廖竣，總是義不容辭的伴隨我到臺灣各地、甚至是菲律賓採集，一同討論有趣的生物議題，分擔了採集時的辛苦。樣本的採集上還要感謝太多人，九州大學的田和篤史博士慷慨提供許多琉球群島的樣本，Florence 在菲律賓十天的採集中一路相伴，使得採樣順利進行，邱俊勳船長及潘月惠大姊讓我在臺東採集時能有個溫飽的居所，周銘泰大哥、鹿野雄一教授、老昌昌俊、滷豬主峰、小強凱強、水呆柏歲、阿哲哲緯、Joel、阿柏滌晴、小朋友力綺、舒逸、韻婷，感謝你們在採集上的幫助。以及在電子微探儀分析上幫助我許多的飯塚義之博士及惠合學姊。謝謝實驗室的夥伴，學長姐 Nina 妮娜、阿美美璇、恩諭、黃婕、電舜博舜、猴子哥子喬，同屆的好哥們尚恩品仁、哥哥宏安、馬交翰駁、達達宗達，無縫吵鬧接軌的允信、許蓁、謝瑀；延畢好戰友變態昱宣、隨便國璋；聊天打屁好夥伴大頭君如、小目思好；基隆歡樂組瑋哥育瑋、白姊佳勤、大白鯊寅澤、維倫與可愛的黑熊；感謝我的爸爸、媽媽與哥哥，總是無限支持鼓勵我完成自己的夢想，讓我毫無顧慮的完成學業。

本研究能夠順利完成，要感謝的人實在太多，原諒我無法逐一列出，每個你都是無法取代的。最後，畢業並不是本研究的終點，只要還有一口氣在，我便會持續努力延續本篇的研究，繼續探索裸胸鯙迷人的世界。

摘要



幼生漂浮期 (Pelagic larval duration, PLD) 的擴散與補充，可能對於底棲性魚類成體的分布範圍及族群結構有重要影響。本研究對象小鰭鰭尾鯻 (*Uropterygius micropterus*) 具有廣分布、在地產卵、成熟體型小、移動能力低及棲位寬度 (Niche breadth) 狹窄等特性，值得從幼生漂浮期與族群遺傳結構探究上述物種特性。小鰭鰭尾鯻採自三個國家八個樣點共 176 尾：(1) 日本石垣島 (Ishigaki)；(2) 臺灣大溪、石梯坪、基翠、車城黃金海岸、萬里桐及小琉球；(3) 菲律賓巴迪安 (Badian)。以粒線體 DNA 之 *cyt b* 與 *COI* 基因串聯作為分子標記，探討小鰭鰭尾鯻之族群遺傳結構，並以矢狀石 (Sagitta) 之微細結構估計 PLD 日齡，輔以輪寬及鋸鈣比的時序變化，探討其早期生活史之漂送機制。結果顯示，小鰭鰭尾鯻擁有高單倍型歧異度 (h) 及低核苷酸歧異度 (π)，中性檢定之 Fu's F_s 各族群皆為顯著負值，代表族群有擴張的現象。重建最大似然親緣關係樹 (Maximum likelihood tree) 及最小關聯網狀圖 (Minimum spanning network) 顯示沒有明顯的分群及地理分布趨勢。分子變異分析 (AMOVA) 顯示主要變異來自族群內，族群間遺傳分化指數 (Φ_{ST}) 介於 -0.02476 到 0.12067 之間。分子證據顯示小鰭鰭尾鯻曾經歷族群擴張，且各族群間基因交流順暢。PLD 介於 33 到 98 天，將樣本分為三個不同緯度來分析，平均 PLD 日齡隨緯度往北有增加的趨勢，耳石平均成長率則相反，顯示小鰭鰭尾鯻初期成長速率可能受到水溫所影響。僅分析臺灣地區樣本數超過三十尾的族群 (石梯坪、基翠及黃金海岸)，發現臺灣東側兩樣點之平均日齡數 (51.8 ± 7.2 及 51.7 ± 7.9 天) 顯著小於西南側的樣點 (57.6 ± 9.7 天)，推測和臺灣東西側洋流系統的差異有關聯。綜合上述結果，小鰭鰭尾鯻利用狹首幼生 (*Leptocephalus*) 的長 PLD 使基因在東亞島弧間交流順暢，因此有高基因同質性 (Genetic homogeneity)，但海水溫度及洋流系統等環境因子可能影響小鰭鰭尾鯻的初期生活史特徵。

關鍵字: 小鰭鰭尾鯻、粒線體 DNA、耳石、幼生漂浮期、族群遺傳結構

Abstract



Pelagic larval duration (PLD) of demersal fishes may play an important role to shape adult distribution patterns and population genetic structures. However, the relationship between PLD and population genetic structure remains unclear for *Uroptygius micropterus*, which has wide distribution, local spawning, poor adult migration ability and narrow niche breadth. Population genetic structure of *U. micropterus* collected from 8 locations, 3 countries (Japan, Taiwan and Philippines) were analyzed using *cyt b* and *COI* genes of mtDNA. Microstructure of otoliths were examined to estimate the PLD and otolith growth rate to investigate the mechanism of larval dispersion. The results showed high haplotype diversity (h) and low nucleotide diversity (π). No population can be distinguished by maximum likelihood phylogenetic tree and minimum spanning network. The AMOVA results demonstrated that > 99 % of genetic variations occur within populations and values of pairwise Φ_{ST} ranged from -0.02476 to 0.12067, indicating little to no geographic population genetic structure. The daily increments for all samples ranged from 33 to 98 days. PLD was shorter and otolith growth rate was higher for the eels collected in Philippines. Higher water temperature might explain the shorter PLD and faster growth rate. PLD of two populations from eastern Taiwan (51.8 ± 7.2 and 51.7 ± 7.9 days) were significant shorter than the population from southwestern Taiwan (57.6 ± 9.7 days). This result was most likely caused by different ocean current systems between eastern and southwestern Taiwan.

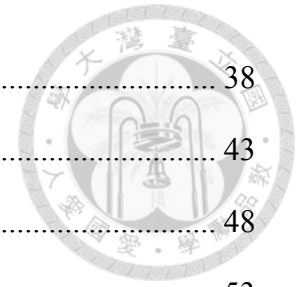
Key words: *Uroptygius micropterus*, mtDNA, otolith, pelagic larval duration (PLD), population genetic structure

目錄



致謝	i
中文摘要	ii
英文摘要	iii
表目錄	vi
圖目錄	vii
附錄	viii
壹、前言	1
1.1 鰻形目魚類的早期生活史	1
1.2 親緣地理與族群遺傳結構	4
1.3 耳石於鰻形目魚類早期生活史的運用	7
1.4 鱈科魚類簡介	8
1.5 研究目的	11
貳、材料方法	14
2.1 野外樣本採集	14
2.2 分子生物實驗	15
2.3 序列資料分析	18
2.4 耳石樣本製備	23
2.5 耳石數據及年齡成長分析	25
參、結果	28
3.1 樣本採集	28
3.2 分子生物實驗	29
3.3 耳石分析結果	32
肆、討論	38

4.1 小鰭鰭尾鯨的族群遺傳結構	38
4.2 小鰭鰭尾鯨耳石結構與化學	43
4.3 小鰭鰭尾鯨幼生的成長與漂送機制	48
4.4 鯨科魚類的保育	53
伍、結論	55
陸、參考文獻	56



表目錄



表一、小鰭鰭尾鯨採集資料.....	77
表二、小鰭鰭尾鯨 <i>cyt b</i> - <i>COI</i> 之基因多型性.....	78
表三、小鰭鰭尾鯨 <i>cyt b</i> - <i>COI</i> 基因之 Pairwise Φ_{ST} 與 Nm.....	79
表四、小鰭鰭尾鯨 <i>cyt b</i> - <i>COI</i> 基因之 AMOVA 檢定.....	80
表五、所有小鰭鰭尾鯨族群之耳石日輪數.....	81
表六、小鰭鰭尾鯨依不同國家代表不同緯度之耳石日輪數.....	82
表七、小鰭鰭尾鯨超過 30 尾樣點之耳石日輪數.....	83
表八、所有小鰭鰭尾鯨族群之耳石成長率.....	84
表九、小鰭鰭尾鯨依不同國家代表不同緯度之耳石成長率.....	85
表十、小鰭鰭尾鯨超過 30 尾樣點之耳石成長率.....	86
表十一、臺灣地區小鰭鰭尾鯨之年齡體長關係 (Age-Length Key).....	87
表十二、鰻形目魚類之基因多樣性.....	88

圖目錄



圖一、小鰭鰭尾鯨各族群採集地點分布圖.....	89
圖二、小鰭鰭尾鯨標本照.....	90
圖三、小鰭鰭尾鯨之不同類型棲地環境照.....	91
圖四、全部小鰭鰭尾鯨樣本物種鑑定之 <i>COI</i> 親緣關係樹 (NJ tree).....	92
圖五、小鰭鰭尾鯨種內 <i>cyt b - COI</i> 基因之親緣關係樹 (ML tree).....	93
圖六、小鰭鰭尾鯨 <i>cyt b - COI</i> 基因之最小關聯網狀圖 (MSN).....	94
圖七、小鰭鰭尾鯨 <i>cyt b - COI</i> 基因之遺傳變異分布檢測.....	95
圖八、小鰭鰭尾鯨耳石之透明帶 (translucent zone) 與不透明帶 (opaque zone).....	96
圖九、小鰭鰭尾鯨耳石微細結構及微化學.....	97
圖十、小鰭鰭尾鯨耳石輪寬與 Sr / Ca 之時序變化.....	98
圖十一、小鰭鰭尾鯨全部樣本耳石 Tgc 分布圖.....	100
圖十二、小鰭鰭尾鯨依不同國家代表不同緯度之 Tgc 百分比分布圖.....	101
圖十三、臺灣本島東側與西南側小鰭鰭尾鯨 Tgc 百分比分布圖.....	102
圖十四、小鰭鰭尾鯨全部樣本 Tgc 輪寬時序變化圖.....	103
圖十五、小鰭鰭尾鯨全部樣本 Tgc 輪寬時序變化圖 (10 輪為間距).....	104
圖十六、小鰭鰭尾鯨全部樣本 Tgc 輪寬時序變化圖 (20 輪為間距).....	105
圖十七、臺灣地區小鰭鰭尾鯨體長體重關係圖.....	106
圖十八、小鰭鰭尾鯨耳石年輪結構.....	107
圖十九、菲律賓巴迪安 (BD) 小鰭鰭尾鯨耳石結構.....	109
圖二十、小鰭鰭尾鯨年齡判讀示意圖.....	110
圖二十一、臺灣地區小鰭鰭尾鯨之成長曲線.....	111
圖二十二、小鰭鰭尾鯨第一次與第二次讀輪結果比較圖.....	112

附錄



附錄一、鯨科魚類 (Muraenidae) mtDNA 及引子增幅片段示意圖.....	113
附錄二、鰻形目物種成長方程式 (VBGE) k 與 L_{∞} 之關係.....	114
附錄三、大海鯢狹首幼生變態時耳石之微細結構與微化學.....	115
附錄四、日本、臺灣及菲律賓地區 5 - 12 月之平均海表面水溫 ($^{\circ}\text{C}$).....	116
附錄五、歷年臺灣周圍海域 5 月至 12 月 50 m 以淺平均海流流向及流速圖.....	117



壹、前言

1.1 鰻形目魚類的早期生活史

1.1.1 幼生的發育過程

海鰻總目 (Elopomorpha) 是真骨魚類 (Teleostei) 中最古老的分類群，由海鰻目 (Elopiformes)、狐鰻目 (Albuliformes)、背棘魚目 (Notacanthiformes) 及鰻形目 (Anguilliformes) 所組成 (Chen et al., 2014)，特殊的幼生階段 - 狹首幼生 (leptocephalus) 是海鰻總目下成員的共同特徵。

以鰻形目魚類來說，剛孵化的幼生呈細長型，頭部比例相對大，只有發育不完全的眼構造，牙齒細小或無，營養來源全來自油球 (oil globule) 及卵黃囊 (yolk sac)，此階段稱作前狹首幼生 (preleptocephalus)；繼續成長後，當營養源吸收殆盡、眼及牙齒完全形成時，即進入狹首幼生階段 (Miller, 2009)。Leiby (1989) 將狹首幼生細分為兩個階段，首先為具齒期 (engyodontic stage)，此時的幼生具有數量少但大而尖銳、向前生長的牙齒；當其繼續生長，大而尖銳的牙齒被吸收成為小而數量多的尖牙，體高明顯增加，形狀變得側扁且頭部相對狹小，即進入 euryodontic stage (Leiby, 1989)，因細胞間隙充滿透明的膠狀物質，且循環系統缺乏紅血球及有功能的鰓因此全身透明，加上大的表面積非常適合在洋流中漂流，是鰻魚幼生最主要的擴散階段。當狹首幼生漂流至適合的生長環境時，即開始變態 (metamorphosis) 為透明的玻璃鰻 (glass eel) 時期，身體由扁平轉為圓筒狀，擁有較佳的游泳能力且適合行底棲生活，主動游動離開洋流並開始沉降進入 juvenile 及 adult 之棲地生長 (Miller, 2009)。

1.1.2 狹首幼生的成長及漂流時間

隨著許多鰻鱺科 (Anguillidae) 魚類的耳石成長輪紋已被證實在早期生活史階



段為一天沉積一輪 (Tsukamoto, 1989; Umezawa et al., 1989; Martin, 1995; Arai et al., 2000a; Cieri and McCleave, 2001; Sugeha et al., 2001; Shinoda et al., 2004)，藉著計算日輪數目，便可得知狹首幼生的漂流時間 (Pelagic larval duration, PLD)，進一步可估算該魚種的出生地或成長速率等資訊。鰻魚狹首幼生的 PLD 長短差異頗大，往往和其生活史策略相關，短則數十天，如鱈科 (Muraenidae) 及海鰻科 (Muraenesocidae) 的魚類 (Brothers and Thresher, 1985; Ling et al., 2005; Reece et al., 2011)，這類的物種通常是在地或近海產卵者 (Moyer and Zaiser, 1982; 陳等, 1994; Kimura et al., 2006)；長則百餘天甚至近一年者皆有，如鰻鱺科及某些糯鰻科 (Congridae) 的物種 (Otake et al., 1997; Arai et al., 2000b; Antunes and Correia, 2003)，而這類的物種通常在生殖季時會進行長距離的洄游至固定的產卵場交配 (McCleave and Miller, 1994; Kuroki et al., 2009; Kurogi et al., 2012)。

此外，狹首幼生的成長速率也是重要的一環，McCormick (1999) 認為幼生變態沉降的最小日齡是受到其成長速率所控制。過去許多關於淡水鰻的研究指出，熱帶鰻和溫帶鰻在成長特徵上有明顯的不同，如熱帶鰻狹首幼生的最大體型較小且遷徙的距離較短等 (Tesch, 1980; Kleckner and McCleave, 1985; Bast and Strehlow, 1990)。Kuroki et al. (2006) 比較棲息於印尼的四種熱帶淡水鰻，發現幼生成長率隨著幼生從產卵場所遷徙距離的增加有減少的趨勢；Kuroki et al. (2009) 比較了在索羅門群島南側所採集到的兩種淡水鰻幼生，發現雖然在相同的水溫之下，但屬熱帶種類的寬鰭鰻鱺 (*A. reinhardtii*) 比起屬溫帶種類的澳洲鰻鱺 (*A. australis*) 有著更高的成長速率。Miller (2009) 根據上述結果提出一假說，認為狹首幼生的成長速率會和其從產卵場遷徙的距離長度呈相關。關於海洋鰻魚物種的研究，Ma et al. (2005) 研究採自東海重疊測站的兩個物種 *Saurenchelys stylura* 及 *Dysomma* sp.，發現 *S. stylura* 的成長速率 (0.68 mm day^{-1}) 顯著高於 *Dysomma* sp. (0.44 mm day^{-1})，同時，*S. stylura* 狹首幼生的極限體長 (~ 150 mm) 也明顯大於 *Dysomma* sp. (~80 mm)，由此可見在海水鰻形目魚類中，極限體長越大的狹首幼生可能具有越高的成



長速率。


除此之外，Umezawa and Tsukamoto (1991) 及 Fukuda et al. (2009) 在人工飼養環境下利用耳石研究日本鰻 (*A. japonica*) 在不同餵食及溫度條件下的成長速率，發現餵食與否和水溫對耳石的成長速率都具正相關，且溫度的影響較大，當水溫低於 10 °C 時耳石便停止成長。Han (2011) 測試了不同鹽度及水溫對於日本鰻玻璃鰻發育階段的影響，發現水溫較高的實驗組在飼養兩個月後皆處在較晚期的色素發育階段，而低水溫的組別則停留在早期階段，鹽度則沒有影響，顯示溫度對於鰻魚幼生的發育亦會造成影響。

綜合上述的研究皆證明狹首幼生的 PLD 與幼生成長速率可能受到遷徙距離、食物豐度、水溫高低以及其他環境因素所影響。

1.1.3 狹首幼生的變態

變態是狹首幼生與玻璃鰻階段間的重要轉變期，狹首幼生將失去有利於大洋表層漂浮的生存能力，取而代之的是適合在海洋底層或中層棲息的特性。為了適應幾乎完全不同的棲息環境，其身體結構上改變相當大，在變態期間，狹首幼生的體型將逐漸由側扁變為圓桶型，體長甚至會縮減不少，最後變為如同成體般的標準鰻魚身型，這樣的身體構造賦予其更強的游泳能力，是狹首幼生能夠主動游動脫離洋流到達棲息地的重要因素之一 (Miller, 2009)。除此之外，身體上的特徵變化還包括頭部增厚、背鰭臀鰭起點向身體前方位移等，鰓、感覺器官及骨骼系統也逐漸發育完全 (Miller, 2009)。生理上的改變同樣顯著，大量存在於狹首幼生表皮細胞的葡萄胺聚糖 (glycosaminoglycan, GAG; Pfeiler et al., 2002) 將分解提供骨骼系統發育及變態期間所需的能量，同時甲狀腺素 (thyroid hormone) 會快速增加，伴隨皮質醇 (cortisol) 的大量減少 (Yamano et al., 1991)，有些種類在變態後期時紅血球也跟著形成 (Miller, 2009)。

雖然目前對於實際引發變態的因子或機制還不清楚，但一般認為和兩項條件




因素有重要關係:(1) 最小變態體型; (2) 適合的環境誘發因子。最小變態體型是基於狹首幼生本身是否累積了足夠的能量進行變態，這樣的論點已有實驗和野外觀察數據可以間接驗證 (Liao et al., 1996; Tanaka et al., 2001); Miller (2009) 也提出觀點，認為最小的變態體型或年齡或許對於海洋中層性的鰻魚幼生而言格外重要，因為海洋中層環境相較沿岸淺海環境來得穩定，若狹首幼生變態後直接沉降至海洋中層棲地，其變態過程將不受到沿岸因子的影響，變態年齡或體型將會顯著影響成體分布範圍。適合的環境誘發因子也是重要的因素，因為攸關狹首幼生能否順利沉降到適合的棲地，對於棲息在淺海、沿岸及淡水棲地的物種而言，若幼生在到達適合棲地前或在外洋時就已經完成變態，會因無法適應大洋開放水域的環境而死亡。因此一般認為，狹首幼生能夠偵測周遭環境因子決定其是否進行變態，如鹽度、深度及化學組成等，這和其開始變態時快速發育的感覺器官亦有不謀而合之處。此外已經有研究報告指出，珊瑚礁魚類幼生若沒偵測到適合的沉降環境，有能力可以適度的延遲變態開始的時間 (Victor, 1986; McCormick, 1999)。蕭 (2002) 統整了上述兩個因素，認為狹首幼生的變態條件為，必須先成長到變態所需的最小體長 (蓄積足夠能量)，並且在變態前具有一段緩衝期，使其能有更多的機會尋找到適合的棲地並進行變態。

1.2 親緣地理與族群遺傳結構

1.2.1 PLD 與族群遺傳結構的關係

親緣地理學 (Phylogeography) 是生物地理學 (Biogeography) 中的一個分支，係由動物學者 Avise et al.(1987) 所提出，是一門專門研究動物本身遷徙能力及地質歷史事件，如何影響造成現生物種地理分布的學問。早期學者認為標準的海洋魚類具廣分布、族群數量大以及漂浮性的卵及幼生，加上海洋中相對淡水環境有著更少的物理性屏障 (physical barriers)，幼生可以藉由洋流漂送至廣大的範圍，因此




族群間應只有微弱的、或沒有族群結構，且近乎隨機交配 (Gyllensten, 1985; Taylor, 1991; Palumbi, 1994; Ward et al., 1994; Adkison, 1995; Waples, 1998)；而只靠成體進行擴散的珊瑚礁魚類，在數十公里的距離尺度下便會形成族群結構 (Bernardi, 2000)。由上述可知，漂浮性的幼生階段 (即 PLD) 對珊瑚礁魚類的擴散及族群間的基因交流有著重要的影響。

最直觀的預測是，PLD 越長的物種其族群間的基因交流便越順暢 (Jones et al., 2005; Taylor and Hellberg 2005)，雖有研究符合這樣的預測 (Craig et al., 2007)，但更多的研究指出，許多珊瑚礁魚類比起利用 PLD 預期的結果有著更強的族群結構 (Bernardi et al., 2003; Taylor and Hellberg, 2003; Bowen et al., 2006; Thacker, et al. 2007)。Bowen et al. (2006) 比較了 15 種珊瑚礁魚類 PLD 和遺傳分化指數 (Φ_{ST}) 間的關係，發現兩者間並沒有顯著的相關性，更凸顯了 PLD 並非唯一影響族群結構的因子。其他可能的影響因子，包括自然環境的屏障如 ocean gap、冰河時期會露出水面的淺礁、淡水河川的注入、不同的洋流系統等 (Bowen et al., 2006; Reece et al., 2010)，以及魚類的生態習性，如成體對棲息環境的專一程度 (Rocha et al., 2002) 及覓食習性 (Robertson et al., 2004) 等因子都會影響族群遺傳結構。


此外，Robertson (2001) 和 Irisson et al. (2004) 認為，比起珊瑚礁魚類幼生長距離的擴散，族群的自我補充 (self-recruitment) 亦同等重要。幼生長距離的擴散可促使族群分布廣泛，Bonhomme and Planes (2000) 就發現到，擁有越長 PLD 的珊瑚礁魚類出現在隔離島嶼的機率也越大；當地族群的自我補充則有較高機會促使種化的發生，Hourigan and Reese (1987) 發現夏威夷群島特有的珊瑚礁魚類多半擁有相對短的 PLD。而族群自我補充還有另外一項重要的功能，即降低當地的族群滅絕的風險，這對棲息在偏遠隔離小島的物種來說格外重要。因此，生物必須在這兩者之間取得平衡，以達到最大的生物利益。

1.2.2 鰻形目魚類的族群遺傳結構



有關鰻魚族群遺傳結構的研究相當多，主要以重要經濟性物種的鰻鱺科為主，皆是淡水的物種並有相同的生殖策略：降海生殖洄游 (catadromy) 回到固定產卵場生育，幼生再經洋流漂送到河川棲地。過去的研究指出屬溫帶種類的日本鰻鱺 (*A. japonica*; Ishikawa et al., 2001)、美洲鰻鱺 (*A. rostrata*; Wirth and Bernatchez, 2003)、歐洲鰻鱺 (*A. anguilla*; Dannewitz et al., 2005) 以及熱帶種類的寬鰭鰻鱺 (*A. reinhardtii*; Shen and Tzeng, 2007) 皆屬單一隨機交配之族群。然而，由於不同分子標記擁有不同的解析能力，有時也會出現相悖的結果，如 Ishikawa et al. (2001) 利用粒線體 DNA 分析顯示日本鰻鱺為單一隨機交配族群，但 Tseng et al. (2006) 利用微衛星 DNA (microsatellite DNA) 卻認為其可分為高緯度群及低緯度群。亦有不同分子標記分析結果相符的例子，如 Minegishi et al. (2008) 同時利用粒線體及微衛星 DNA 探討花鰻鱺 (*A. marmorata*) 的族群遺傳結構，結果一致顯示其至少可分為四個不同地理區的生殖族群，而實際已知的花鰻鱺產卵場卻只有一個，可能還有其他產卵場尚未被發現，充分表現了分子生物技術運用在生物生活史研究上的實用性。

海水鰻魚物種的研究相對較少，主要可以分為兩類不同的生殖模式：在地產卵型，這類魚種不會進行生殖遷徙，只會在成體生長的地區繁殖，如 Moyer and Zaiser (1982) 所記錄的蠕紋裸胸鯙 (*Gymnothorax kidako*)；另一種模式則是性成熟的個體會在生殖季節遷徙聚集到某幾個特定的產卵場進行繁殖，如箭齒前肛鰻 (*Meadia abyssalis*) 就曾被記錄聚集在 400 m 深的海底山脈進行交配 (Fricke and Tsukamoto, 1998)，有些種類遷徙的距離甚至相當於鰻鱺科的物種，如繁星糯鰻 (*Conger myriaster*) 的產卵場就在距成體棲息地數千公里外的九州 - 帛琉海脊附近被發現 (Kurogi et al., 2012)。雖然各物種生殖模式不同，普遍的族群遺傳結構研究卻顯示了相似的結果，如會進行長距離生殖遷徙的繁星糯鰻及歐洲糯鰻 (*C. conger*) 的研究發現沒有族群遺傳結構存在 (Kimura et al., 2004; Correia et al., 2012)；棲息在低潮線附近沙泥質地形的中華鬚蛇鰻 (*Cirrhimuraena chinensis*) 普遍被認為定居且



沒有長距離遷徙的能力，研究亦顯示沒有族群遺傳結構存在 (Li et al., 2014)。Reece et al. (2010, 2011) 針對四種不同棲位寬度 (niche breadth) 的鱈科魚類進行大範圍的採樣，樣點遍及印度洋及整個太平洋區域，包含了該物種所有的分布範圍以及兩個主要的地理屏障：(1) Eastern Pacific Barrier (EPB) 為 5000 – 7000 km 的 ocean gap 將東太平洋及中太平洋的珊瑚礁棲地隔離；(2) Sunda Shelf (SS) 為印尼婆羅洲、蘇門答臘與馬來西亞、中南半島間的一連串淺礁，被認為在冰河時期會露出水面，將印度洋與太平洋隔離。分析結果顯示，無論棲位寬度如何，四個物種在橫跨 22000 km 的棲地環境中幾乎沒有族群遺傳結構出現，作者認為鱈科魚類利用長 PLD 的擴散，在短時間內就足以抹去暫時性地理屏障所造成的族群分化 (Reece et al., 2010)。由上述研究可知，鰻形目的魚類利用狹首幼生漂浮期的擴散能力使各族群間基因交流順暢，形成微弱或幾乎沒有族群結構的現象。

1.3 耳石於鰻形目魚類早期生活史的運用

自 Pannella (1971) 在溫帶魚類的耳石中證實日週期性的輪紋構造後，往後的研究便使魚類的年齡判讀可精確到以日為單位。魚類耳石輪紋的形成主要受到內部生理因子及外在環境因素所調控，以日週輪來說，日行性魚類在日間活動進食，生理代謝速率較高，耳石沉積速度亦較快，因此形成較寬且透光性較高的連續帶 (continuous zone)，而在夜間時，魚類停止進食並呈現睡眠狀態，生理代謝緩慢，耳石沉積速率也減緩，因此形成輪寬較窄且較不透光的不連續帶 (discontinuous zone)，藉由上述條件，便可得知一連續帶加上一不連續帶即為一天耳石所沉積的日週輪 (Pannella, 1971)。

耳石中所包含的微量元素和環境中元素的組成及濃度相關，元素從環境沉積到耳石中是一複雜的過程，首先會先經由鰓或腸道上皮進入血液中，再經過內耳球囊上皮進入淋巴液，最後沉積於耳石上 (Campana, 1999)，因此，經由分析耳石上的次要與微量元素，配合耳石所提供的時間序列資訊，便可用來建立魚類生活




史所歷經的棲地環境改變。

鋇元素 (Sr) 是海洋中富含的一種二價離子，在淡水中則相當稀少，而鈣元素 (Ca) 是耳石主要組成的結構成分之一，其含量在耳石中相當穩定，因此藉由鋇和鈣的比值 (Sr / Ca) 便可用來推測魚類在淡海水間遷徙的生活史過程。在早期，有些學者發現鰻鱺科魚類的狹首幼生在變態時 Sr / Ca 會急遽下降，推測可能是因為遷徙到河口淡水環境準備上溯所致 (Tzeng and Tsai, 1994)，但隨後更多研究發現純海水的鰻魚物種亦有相同的情況 (Correia et al., 2004; Ling et al., 2005)，因此推測狹首幼生變態時 Sr / Ca 的急遽變化可能是由生理因素改變所引起，而非環境 Sr 濃度的改變，並認為 Sr / Ca 的忽然下降是因為 GAG 的快速分解，GAG 對於二價離子有很強的吸收力，狹首幼生變態後大量失去 GAG 導致對於二價鋇 (Sr²⁺) 的吸收能力降低 (Pfeiler, 1986; Pfeiler, 1991)。在變態開始時，除了 Sr / Ca 急遽下降外，從耳石微細結構的研究中亦發現，耳石輪寬在此時會忽然變寬，在多種淡水鰻 (e.g., *A. australis*, *A. celebesensis*, *A. dieffenbachia*, *A. marmorata*)、海水鰻 (e.g., *Conger oceanicus*) 及海鱧 (*Megalops cyprinoides*) 中皆是如此。藉著 Sr / Ca 驟降及耳石輪寬變寬這兩項特徵，便可判定開始變態的時間點，並計算變態前後不同階段所相對應的日輪數目，用來推測該魚種的產卵場及生活史策略等資訊 (Marui et al., 2001; Correia et al., 2004; Lee et al., 2008)。

1.4 鱈科魚類簡介

1.4.1 鱈類概述

鱈類屬輻鰭魚綱 (Actinopterygii)、鰻形目 (Anguilliformes)、鱈科 (Muraenidae)，廣泛分布在全球熱帶與溫帶的淺海環境中，目前世界約有 15 屬 200 餘種 (Nelson, 1994)，根據 Ho et al. (2015) 的研究，臺灣目前的鱈類物種有 13 屬 71 種，超過世界的三分之一，為鱈類多樣性最高的區域之一。鱈科主要可分為兩個亞科，分別




為鯪亞科 (Muraeninae) 及鰭尾鯪亞科 (Uropterygiinae)，主要區別為鯪亞科背、臀及尾鰭相連且明顯，而鰭尾鯪亞科各鰭局限於尾部末端，有時並不明顯。鯪類為淺海生態系中的高階掠食者，對於環境中魚類數量的控制有重要影響，同時也是其他生物的重要食物來源，如黑唇青斑海蛇 (*Laticauda laticaudata*) 與黃唇青斑海蛇 (*L.colubrina*) 皆以鯪類作為主要捕食對象 (朱，2010)。鯪類體型大小及體色花紋變異頗大，大型種類如長鯪 (*Strophidon sathete*) 及爪哇裸胸鯪 (*G. javanicus*) 成熟體型可達 3 公尺，相對如小鰭鰭尾鯪 (*Uropterygius micropterus*) 及李氏裸胸鯪 (*G. richardsonii*) 卻只有 30 餘公分，大型物種經常展示於水族館，小型種則適合作為觀賞魚，此外，野生環境中的野生鯪類經適度馴化後，往往能帶來可觀的觀光收入。鯪類同時亦是重要的經濟性魚類，由於其肉質富含膠質，傳統上被認為能夠補氣養生，市場更以臺斤秤重販售。國際民間盛行的珊瑚礁體檢 (reef check) 更將鯪類列為調查時指標性的珊瑚礁魚種，可見其對環境之重要性。

1.4.2 鯪類的生殖與移動能力

有關鯪類生殖行為的研究，日本學者 Moyer and Zaiser (1982) 描述了日本三宅島 (Miyake - jima) 兩種鯪類的自然交配行為，蠕紋裸胸鯪的求偶發生在 8 月 15 號的下午 16:30 之後，持續約兩小時，並觀察到直徑約 2 mm 的透明浮性卵；巨頭鰭尾鯪 (*U. macrocephalus*) 則是發生在 7 月 29 號的下午 19:03 之後，但並無觀察到受精卵形成。隨後，已有多種鯪類被觀察到在人為飼養環境下的自然求偶產卵行為，如細點裸胸鯪 (*G. pictus*; 羅，2003)、密點裸胸鯪 (*G. thyrsoideus*; Chang and Liao, 2000; 羅，2003) 及管鼻鯪 (*Rhinomuraena quaesita*; Preininger et al., 2015) 等。

早期學者研究了數種鯪類的行為模式 (e.g., *G. moringa*, *G. vicinus*, *Muraena miliaris*)，發現其會不斷地更換庇蔭處，平均一到兩天就會移動一次 (Abrams et al., 1983; Young and Winn, 2003)。Bassett and Montgomery (2011) 更進一步利用聲學發




報接收器以及人工監測的方式，共監測了五尾 *G. prasinus*，發現其會在一定的活動範圍內 (1561 ~ 10226 m²) 頻繁地更換庇蔭處，且每個庇蔭處所使用的次數不會超過一次；此外作者亦將 *G. prasinus* 和其他食性相似的魚類比較，發現其活動範圍相較下小了許多 (Matthews, 1990; Bradbury et al., 1995; Lowry and Suthers, 1998; Lowe et al., 2003)，認為是因為鯻類和其他鰻形目魚類有著類似的游泳模式以及負浮力，使其在短時間內無法做長距離的移動 (Bassett and Montgomery, 2011)。

由上述多篇研究得知，鯻類在自然環境的生殖行為在原棲地被觀察到，亦可在人工飼養條件下自然交配並產生受精卵，加上其只有相對小的活動範圍，增加了鯻類為在地產卵型物種的可信程度。

1.4.3 小鰭鰭尾鯻的文獻回顧

小鰭鰭尾鯻(*Uropterygius micropterus*; Bleeker, 1852) 的分類為鯻科、鰭尾鯻亞科、鰭尾鯻屬 (*Uropterygius*)，屬小型鯻類，目前紀錄的最大體型為 37.30 cm (田，2004)，陳 (1997) 認為其棲息在潮間帶或亞潮帶之珊瑚岩礁海岸，活動水深通常在 3 m 以內，主要捕食小型無脊椎動物或魚類。

小鰭鰭尾鯻廣泛分布在印度-太平洋海域，西至東非的莫三比克 (Pereira, 2000)，東至薩摩亞 (Wass, 1984)，北至日本南部 (Motomura et al., 2010)，南至澳洲 (Gledhill et al., 2009)，在紅海 (Golani and Bogorodsky, 2010)、馬里亞納群島 (Myers and Donaldson, 2003) 也都有紀錄。臺灣地區小鰭鰭尾鯻的分布，根據臺灣魚類資料庫的描述，分布於南部、東部及北部，離島地區則包括小琉球、綠島及蘭嶼。而田 (2004) 於 2001 – 2003 年間對臺灣周邊海域小鰭鰭尾鯻採樣的結果顯示，臺東成功的基翬樣點具有最高的密度，小琉球次之；北部樣點基隆平浪橋及西部澎湖樣點均無採集到，顯示北部地區小鰭鰭尾鯻的族群密度可能非常低，而西部地區分布的最北界則到小琉球為止。此外，依據中國動物誌-硬骨魚綱鰻鱺目背棘魚目 (張等, 2010) 的描述，中國沿岸地區並沒有小鰭鰭尾鯻的分布。




關於小鰭鰭尾鯻生殖方面的文獻，McCosker et al. (1984) 在檢視日本產鰭尾鯻屬鯻類樣本時，觀察到一尾於 9 月 3 日在德之島 (Tokunoshima) 所採集到 23.6 cm 的小鰭鰭尾鯻樣本腹腔內具成熟的卵粒。陳等 (1994) 在臺東成功沿海潮間帶記錄了小鰭鰭尾鯻的生殖行為，根據描述，在夏季的生殖季時，小鰭鰭尾鯻會進行強烈的求偶行為，多尾雄鯻纏繞一尾雌鯻，並咬雌鯻頭胸部及其他身體部位，求偶期間不畏懼人為活動，在入夜後約 20:00 後觀察到霧狀白色精液及懸浮的透明受精卵。田 (2004) 描述了小鰭鰭尾鯻的生殖腺外觀及生殖腺指數，並發現雌鯻與雄鯻在外觀上有不同的特徵。羅 (2009) 檢視了 9 尾小鰭鰭尾鯻雌鯻樣本，認為雌鯻的最小成熟體長為 25.1 cm，體重為 13.9 g，性成熟月份為 8 月。

總結上述，小鰭鰭尾鯻擁以下生物特性：(1) 體型小，相對移動能力弱；(2) 僅棲息在 3 m 以內的潮間帶及亞潮帶區域，生態棲位狹窄；(3) 分布範圍廣泛，遍及印度-西太平洋地區；(4) 在地產卵。適合作為研究鯻類幼生漂送機制及族群結構的代表物種。

1.5 研究目的

目前關於鯻類的文獻主要為新種 (Chen and Shao, 1995; Chen et al., 1996; Chen and Loh, 2007; Chen et al., 2008; Loh et al., 2011)、新紀錄種 (Chen et al., 1994; Loh et al., 2013) 之描述，基礎生物學研究 (歐, 2007; 黃, 2008; 張, 2009; Matić-Skoko et al., 2011)，多樣性調查 (陳, 2003; 簡, 2008)，行為學研究 (田, 2004; Mehta and Wainwright, 2007; Barley et al., 2015) 及狹首幼生種類鑑定 (Tawa et al., 2012; Tawa et al., 2014)。但對於鯻類漂送機制的研究卻非常貧乏。

陳 (2003) 於 2001–2002 年間對臺灣周圍海域 21 個樣點進行鯻類多樣性普查，共調查到 7 屬 35 種鯻類 (包括疑似新種的種類，當時臺灣登錄的物種數為 13 屬 51 種)，比對兩年的資料後，發現多種一般市場常見的販售物種數量皆減少了 20%，共 5 屬 21 種平均體長有下降的情形，且共有 17 種鯻類在調查期間沒有發現。作



者以當時農委會野生動物諮詢委員工作小組建議的「保育類動物名錄評估分類準則」及世界自然保育聯盟 IUCN 所發展的紅皮書 (Red list categories)，針對罕見種黃斑蝟鯔 (*Echidna xanthospilos*) 及臺灣鬚鯔 (*Cirrimaxilla formosa*) 進行瀕危程度評估，結果顯示黃斑蝟鯔可列為「珍貴稀有的保育野生動物」，臺灣鬚鯔為「瀕臨絕種保育野生動物」，且此兩種皆達紅皮書中的瀕臨滅絕 (Endangered, EN) 標準。簡 (2008) 於 2004 – 2008 年間對臺灣東南海域之新港漁會及標本戶進行鯔類多樣性調查，無論個體平均重量、歧異度、均勻度及豐富度皆有逐年下降的情形。以上研究皆顯示自然環境中的鯔類資源正在減少且組成正在改變。

上述資訊顯示鯔類的保育刻不容緩，而保育政策的制定需要大量的基礎生物資料。幼生漂送機制與成體分布、族群間基因的交流等有著重要的因果關係，是保育該物種不可或缺的重要資訊。雖然 Reece et al. (2010, 2011) 已經針對四種不同鯔類進行大規模的採樣，並發現在整個印度洋及太平洋間並無明顯族群遺傳結構存在，但此篇研究卻有幾項缺陷，第一，大部分族群的樣本數量少於 10 尾，樣本數量的不足可能會對族群遺傳結構分析的結果造成影響，舉例來說，研究中的斑裸胸鯔 (*G. undulatus*) 在幾個樣本數量較多的族群 (> 19 尾) 間就發現了些微的遺傳分化，樣本數少的族群 (< 10 尾) 間則無，難以判斷這樣的族群遺傳結構是真實情況或是採樣誤差所造成；第二，研究所選用的四種鯔類雖然棲位寬度不同，但皆屬大型鯔類，成熟體長可達 80 cm 以上 (羅，2009; Fishbase)，無法完全排除大型個體具遷徙能力的可能性；第三，研究中雖然有利用耳石日輪數估算 PLD，但每個物種只取兩個樣本進行分析，忽略了不同族群間可能因 PLD 不同所造成遺傳分化的可能性。

基於更周全的探討鯔類 PLD 與族群遺傳結構間的關聯性，本研究採取以下策略：(1) 增加各族群的樣本數量 (皆 > 10 尾)，提供更可靠的族群遺傳資訊；(2) 以屬小型鯔類且棲位寬度更為狹窄的小鰭鰭尾鯔作為目標魚種，可排除成體具遷徙能力的可能性；(3) 以耳石估算每一尾樣本的 PLD，探討不同族群間的 PLD 是否

有差異，若有差異性是否影響到族群遺傳結構。希望同時利用分子生物技術與耳石微細結構的分析提供下列資訊：

- (1) 東亞島弧地區小鰭鰭尾鯻的族群遺傳結構，探討 PLD 及生態棲位寬度對族群間基因交流的影響。
- (2) 探討東亞島弧地區小鰭鰭尾鯻的幼生成長階段是否有差異，以及可能的影響因子。
- (3) 分析臺灣週遭海域小鰭鰭尾鯻漂送及沉降模式，探討可能的影響因子。
- (4) 建立臺灣地區小鰭鰭尾鯻的成長方程式，提供更多鯻類年齡成長資訊。
- (5) 以小鰭鰭尾鯻作為代表性物種，提供未來相關鯻類保育與研究的參考資料。

除上述主要目的外，本研究亦嘗試利用小鰭鰭尾鯻的漁業特性來探討其他議題：漁業捕撈壓力對基因多樣性的影響。過度的漁撈開發容易造成生物多樣性及豐度的減少，但某特定物種數量的減少是否會影響到基因多樣性的表現卻很少在海洋魚類中被驗證 (Hauser et al., 2002)。小鰭鰭尾鯻屬低經濟價值的小型魚種，且只分布在非常靠近沿岸的潮池中，相對不容易被混獲於現有漁法中，因此幾乎沒有漁業捕撈上的壓力，適合作為對照組與其他相對漁業壓力大的鰻形目魚類比較，探討漁業捕撈是否對物種的基因多型性造成影響，或有哪些其他可能因素亦會影響，是本研究感興趣的議題之一。

貳、材料方法



2.1 野外樣本採集

2.1.1 樣本來源

小鰭鰭尾鯙如同其他鯙科魚類，生殖季節從水溫回暖的 5 月開始，到 8 月份為止為高峰期 (羅，2009)，在生殖季節期間，其活動力旺盛、索食欲望強烈，且較不畏懼人為活動，而其他水溫較低的月份，則較不易發現小鰭鰭尾鯙的蹤跡。因此於 2014 年 7 月至 2015 年 8 月期間，於繁殖季時至臺灣本島各地可能有小鰭鰭尾鯙出沒的地點進行調查，並在 2015 年 2 月及 8 月期間，分別到日本石垣島及菲律賓宿霧採集樣本 (圖一)。另一方面，亦從日本九州大學獲得部分琉球群島的樣本，採樣詳細資料如 (表一)。

2.1.2 野外採集方法

日間或夜間退潮時，於淺灘或潮池中散佈誘餌，以腥味較重的餌食為主，如俗稱炸彈魚的鯖科魚類或頭足類的透抽等，並觀察該區域是否有小鰭鰭尾鯙出沒。若發現小鰭鰭尾鯙離開洞穴索餌，便以手抄網將其捕獲；若只有從洞穴或石縫中伸出頭部探索，則以釣具組鉤著餌食放置於洞口前，待小鰭鰭尾鯙上鉤後，與其拉扯消耗體力，莫約三到五分鐘便能將其拉出洞穴。採樣的期間同時以數位單眼相機拍攝記錄環境照片。

2.1.3 樣本處理

捕獲的小鰭鰭尾鯙會先以活體的方式保存，回到實驗室後，將小鰭鰭尾鯙連同海水放入 -20 °C 的冰箱中，如此做法可避免其因受到太大的刺激進而體表分泌大量黏液，可能會造成重量測量上的誤差。

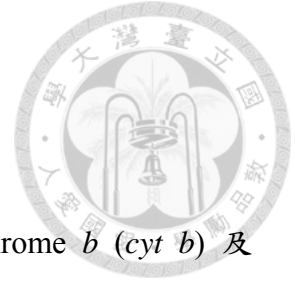
所有樣本會先參考臺灣魚類誌 (沈等, 1993) 及 Fishes of Japan (Nakabo, 2002) 的外觀形質特徵, 並和臺灣魚類資料庫及 Fishbase 的照片比對, 確定種類鑑定無誤後, 以數位單眼相機拍攝記錄魚隻外觀形質建檔 (圖二)。測量體長精確至 0.1 cm, 濕重精確至 0.01 g 後, 將樣本以防水標籤標記編號, 取出三對耳石中最大的矢狀石 (Sagitta) 及一小塊背部肌肉組織, 最後將樣本凍藏於- 20 °C 冰箱中保存。

2.2 分子生物實驗

2.2.1 DNA 萃取

使用 Qiagen 公司的藥品, 萃取步驟如下:

- (1) 將少量肌肉組織加入 300 μ l 之 Cell Lysis Solution 中, 以燒烤過的解剖剪刀將組織剪成小碎塊。
- (2) 加入 Proteinase K 5 μ l, 置於恆溫器 55 °C 反應隔夜。
- (3) 待組織分解至無塊狀, 加入 Protein Precipitation Solution 100 μ l, 上下輕晃使溶液混合均勻後作用 10 分鐘。
- (4) 以 13000 rpm, 4 °C 離心 5 分鐘後將蛋白質分離, 取上清液至新的 1.5 ml 離心管中。
- (5) 加入等同 Cell Lysis Solution 體積的異丙醇 (Isopropanol), 上下輕晃使溶液混合均勻, 置於 4 °C 作用 30 分鐘以上促使 DNA 沉澱。
- (6) 以 13000 rpm, 4 °C 離心 3 分鐘, 去除上層液留下底部的 DNA 產物。
- (7) 加入 70 % 乙醇 500 μ l 清洗, 作用 10 分鐘。
- (8) 以 13000 rpm, 4 °C 離心 1 – 3 分鐘, 去除所有乙醇並放置於恆溫器上, 以 55 °C 加熱 1 個小時以上將剩餘乙醇烘乾。
- (9) 加入 30 μ l 之 dd H₂O 將純化的 DNA 溶解, 並以 55 °C 加熱 1 小時以上。
- (10) 將所得的 DNA Solution 保存在- 20 °C 冰箱。



2.2.2 PCR 聚合酶鏈鎖反應

萃取的 DNA 以 PCR 對於 Mitochondrial DNA 中的 cytochrome *b* (*cyt b*) 及 cytochrome c oxidase subunit I (*COI*) 片段增幅以供定序使用 (附錄一)。

(1) 所使用的引子如下:

(a) *cyt b* (增幅片段長度修正後為 680 bp):

L14725: 5' -GTG ACT TGA AAA ACC ACC GTT G- 3'

(Song et al., 1998)

H15573: 5' -AAT AGG AAG TAT CAT TCG GGT TTG ATG- 3'

(Taberlet et al., 1992)

(b) *COI* (增幅片段長度修正後為 656 bp):

FishF2: 5' -TCG ACT AAT CAT AAA GAT ATC GGC AC- 3'

FishR2: 5' -ACT TCA GGG TGA CCG AAG AAT CAG AA- 3'

(Ward et al., 2005)

(2) PCR 反應條件:

PCR 所使用的藥劑為 TaKaRa 的 taq 套裝 kit 組，反應條件如下:

(a) *cyt b* 的總反應體積 75 μ l，內容為 9 μ l 之 10 \times buffer、6 μ l 之 dNTPs、各 6 μ l 之 Primer (10 μ M)、0.36 μ l 之 ex taq 以及 9 μ l 之 DNA (50 ng / μ l)，並加入 38.64 μ l 之 dd H₂O 將總體積補至 75 μ l。

(b) *COI* 的總反應體積 50 μ l，內容為 6 μ l 之 10 \times buffer、4 μ l 之 dNTPs、各 4 μ l 之 Primer (10 μ M)、0.25 μ l 之 ex taq 以及 6 μ l 之 DNA (50 ng / μ l)，並加入 25.75 μ l 之 dd H₂O 將總體積補至 50 μ l。

(c) PCR 的反應步驟為:

(i) 94 $^{\circ}$ C 下反應 5 分鐘使 DNA 雙股分離。

(ii) 接下來為 37 次的增幅循環，94 $^{\circ}$ C 下之 denature 1 分鐘、

annealing temperature 47 °C (*cyt b*) / 50 °C (*COI*) 45 秒、72 °C 下
之 extension 1 分鐘。

(iii) 72 °C 延伸反應作用 10 分鐘，使延伸反應完全。

(iv) 4 °C 暫存，待電泳確認 PCR 產物。



2.2.3 電泳染色

(1) 電泳凝膠製作 (1 %):

- (a) 將 0.5 g 之 agarose 加入 50 ml 之 1 × TAE buffer 中。
- (b) 使用微波爐加熱 2 分鐘，使 agarose 完全溶解。
- (c) 將 2.5 μl 之 Healthview™ Nucleic Acid Stain 染劑加入並攪拌均勻。
- (d) 將液態膠灌入模板中，避光冷卻 40 – 50 分鐘。

(2) Loading sample:

- (a) 分別取 5 μl 及 4 μl 之 PCR 產物和 DNA Ladder (100 bp)，各別與約 1 μl 之 6 × Loading buffer 混合均勻，並將之填入膠中。
- (b) 電泳槽反應條件為，135 V，24 分鐘。
- (c) 將電泳凝膠取出放置於照相台上，以紫外光觀察並照相記錄產物。
成功增幅的 PCR 產物，其應呈現單一明顯的亮帶。

2.2.4 DNA 純化定序

使用 MACHEREY-NAGEL (<http://www.mn-net.com/>) 之 kit 進行純化，步驟如下:

- (1) 先將 PCR 產物之體積以 dd H₂O 補足至 100 μl。
- (2) 將 NTI buffer 加入 dd H₂O 以體積 1 : 7 的比例稀釋，此步驟的目的是用來去除非目標產物的小片段產物，使往後的定序能得到更乾淨的序列資



訊。

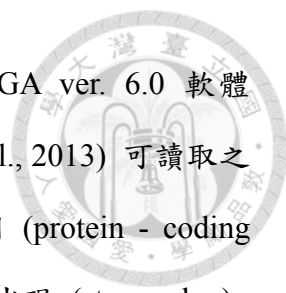
- (3) 將 100 μl 之 PCR 產物與 200 μl 稀釋過後之 NTI 混合，並移入 Clean-up Column 中。
- (4) 以 11000 rpm 離心 1 分鐘，倒掉 collection tube 中的廢液。
- (5) 加入 700 μl 之 NT 3 buffer，以 11000 rpm 離心 1 分鐘。
- (6) 倒掉 collection tube 中的廢液，重複步驟 (5) 一次。
- (7) 倒掉 collection tube 中的廢液後，再以 11000 rpm 離心 2 分鐘。
- (8) 將 NE buffer 以每管 30 μl 的體積量先預熱到 70 $^{\circ}\text{C}$ 。
- (9) 捨棄下層 collection tube，將離心過後的上層 Column 置於新的 1.5 ml eppendorf 上，打開蓋子並置於恆溫器上約 10 – 15 分鐘 (70 $^{\circ}\text{C}$)，為了將 NT 3 buffer 完全去除。
- (10) 每管加入 30 μl 預熱好的 NE buffer，將蓋子緊閉後，繼續放置 70 $^{\circ}\text{C}$ 的恆溫器上約 10 – 15 分鐘，回溶產物。
- (11) 以 11000 rpm 離心 2 分鐘，下層 1.5 ml eppendorf 中即為純化好之 PCR 產物。

純化過後之 PCR 產物會以 nanodrop 測量產物濃度，500 – 1000 bp 產物所需的定序濃度範圍為 20 – 50 ng / μl ，而吸光值 260 / 280 則是介於 1.8 – 2.0 之間。確認產物濃度及吸光值在合理範圍內後，將產物與引子分裝並送往國立臺灣大學生物技術研究中心之核酸定序實驗室進行定序，其所使用的系統為 ABI 3730。為了得到較長及品質較好的序列片段，所有序列皆採雙股定序。

2.3 序列資料分析

2.3.1 序列整理與物種鑑定

定序完成後的原始序列，先以 DNASTar ver. 7.1 中的 SeqMan 及 Editseq 手動將



雙股序列整理合併並 align，alignment 完成的序列存成 MEGA ver. 6.0 軟體 (Molecular Evolutionary Genetics Analysis version 6.0; Tamura et al., 2013) 可讀取之格式，並以之開啟，因為 *cyt b* 及 *COI* 全段皆為蛋白質轉譯基因 (protein - coding gene)，將核苷酸序列轉換為胺基酸序列，觀察是否有終止密碼子出現 (stop codon)，確保定序的正確性。

為確保所有樣本皆無物種鑑定錯誤的情況發生，從線上基因資料庫 NCBI 下載鱈科內不同亞科及不同屬物種之 *COI* 序列，將本研究所定序之小鰭鰭尾鱈 *COI* 序列加入，並以蛇鰻科物種的序列作為外群，以類聚分析法 (Neighbor - joining, NJ; Saitou and Nei, 1987) 建構親緣關係樹，所用來計算鹼基替代率與遺傳距離的 model 為 Kimura 之雙參數模式 (Kimura's two-parameter, K2P; Kimura, 1980)，並以 Bootstrap 重複 1000 次計算樹形信賴度之檢測，其數值 ≥ 85 時代表強的支持度，介於 75 - 85 間代表中等的支持度，所使用的軟體為 MEGA ver. 6.0。除物種鑑定是使用 *COI* 外，往後的分析皆以 *cyt b* 串聯 *COI* 作為分子標記。

2.3.2 親緣關係之重建

(1) 最大似然樹 (Maximum likelihood tree, ML tree)

Maximum likelihood 法需要三要素來計算: (1) 序列演化之模型 (model of sequence evolution); (2) 具分枝長度的樹狀拓撲 (tree topology with branch lengths); (3) 觀察到序列的性質 (observed character)。將序列排序好後，每一個位點 (position) 皆視為一個單元，可計算其所有可能變化似然率的總和，便可得到似然率總和最大的組合；而分枝長度的最大似然率則是利用 General time reversible (GTR) model 來計算，其設定除核苷酸出現頻率不同外，不同核苷酸間替換的頻率也皆不同；最大似然率的序列演化模式，則是計算不同核苷酸替換 / 顛換率 (transition / transversion ratio) 的比例下之似然率數值，便可選定最大似然率之演化模型。ML tree 的建構同樣以 MEGA ver. 6.0 完成，

並以 Bootstrap 重複 1000 次計算樹形信賴度之檢測。



(2) 最小關聯網狀圖 (Minimum spanning network, MSN)

先以 Arlequin ver. 3.5.1.2 (Excoffier and Lischer, 2010) 計算出兩兩單倍型間的距離，再使用 HapStar ver. 0.7 (Teacher and Griffiths, 2011) 軟體建構最小關聯網狀圖，將近源的單倍型彼此連接，若兩單倍型間差異過大，則以空心圓代表「假設沒採集到之中間單倍型」，將兩單倍型連接。藉網狀圖便可觀察各單倍型間的關聯性，以及找出較原始及衍伸的單倍型，另可結合單倍型在地理位置上的分布，探討地理位置是否和單倍型分布有關聯性。

2.3.3 族群遺傳結構分析

(1) 序列多型性分析

利用 DnaSP ver. 5.0 (Librado and Rozas, 2009) 計算單倍型歧異度 (Haplotype diversity, h) 及核苷酸歧異度 (Nucleotide diversity, π) (Nei, 1987)。

單倍型歧異度是用於估計任意由族群中挑選兩相異樣本，其單倍型發生不同的機率，只考慮各單倍型所出現的頻度，其公式如下：

$$h = \frac{n}{(n-1)} \left(1 - \sum_{i=1}^m X_i^2 \right)$$

式中， n 為總樣本數； X_i 為單倍型 i 所出現的頻度； m 為單倍型的數目。

核苷酸歧異度除考量各單倍型出現的頻度外，進一步考量序列間核苷酸組成的差異程度，其公式如下：

$$\pi = \frac{n}{(n-1)} \sum_{ij} X_i X_j \pi_{ij}$$

式中， n 為總樣本數； X_i 為單倍型 i 所出現的頻度； X_j 為單倍型 j 所出現的頻度； π_{ij} 為單倍型 i 和單倍型 j 序列間的核苷酸差異。



此外，Grant and Bowen (1998) 提出可依據核苷酸歧異度 (π) 及單倍型歧異度 (h) 之高低不同的組合，用以推估可能的族群變動歷史。

(2) 遺傳分化程度

利用 Arlequin ver. 3.5.1.2 計算兩兩族群間之遺傳分化指數 (Φ_{ST} ; Excoffier et al., 1992)，除考慮單倍型出現頻度外，亦考慮兩兩序列間的差異程度，使用 K2P model (Kimura, 1980) 計算序列間的遺傳距離，並以 p -value 表示經 1000 次 permutations 後 Φ_{ST} 值是否接受基因同質性的虛無假設 (null hypothesis of genetic homogeneity)。

再以 DnaSP ver. 5.0 計算兩兩族群間之基因流傳值 (N_m)， N_m 係由遺傳分化指數 (F_{ST} ; Hudson et al., 1992) 所推導而得。公式如下：

$$F_{ST} = 1 - \left(\frac{H_w}{H_b} \right)$$

式中， H_w 為相同族群內序列變異之平均值； H_b 為不同族群間序列變異之平均值。將 F_{ST} 帶入下列公式便可得到 N_m (單套型基因適用)：

$$N_m = \frac{\left[\left(\frac{1}{F_{ST}} \right) - 1 \right]}{2}$$

式中， N 代表族群大小； m 代表每一代移入個體的基因型比例。

當 N_m 值大於 1 時表示基因交流順暢，且足以使族群遺傳結構均質化，抵消族群間因天擇及遺傳漂變所致的族群分化；反之，若 N_m 值小於 1，則表示基因流傳受到部分阻礙 (Maruyama and Nei, 1981; Slatkin, 1987)。

(3) 分子變異分析 (AMOVA)

將各族群依照不同方式分群後，以 Arlequin ver. 3.5.1.2 進行分子變異分析 (analysis of molecular variance, AMOVA)，計算三不同層級的遺傳分化指數：(1) 不同地理區間 (Φ_{CT})；(2) 同地理區內不同族群間 (Φ_{SC})；(3) 族群內 (Φ_{ST})。

分子變異分析檢測進行 1000 次的 permutations，並計算有多少的變異比率發生在各層級內。



2.3.4 族群歷史動態

(1) 中性檢定

中性假說的基礎理論為，族群中的遺傳變異大部分是受到隨機的基因漂變 (gene drift) 所影響，而非來自於天擇的作用，因此核苷酸的變異程度僅受到突變率的快慢所影響，演化較快的基因自然擁有較多的遺傳變異 (Kimura, 1983)。利用 DnaSP ver. 5.0 計算 Tajima's D 及 F_u ' F_s 值，並以 Arlequin ver. 3.5.1.2 計算 p -value，可得知其是否接受族群大小穩定的虛無假設 (null hypothesis of constant population size)。

根據理論，若 Tajima's D 及 F_u ' F_s 值為零時，表示此 locus 符合中性假說，且沒有族群大小變動的證據；若其為正值，表示此 locus 可能受到平衡選擇 (balancing selection)，或族群可能受到近期瓶頸效應 (recent bottleneck effect) 影響，意即族群大小縮減；若其為負值，表示此 locus 可能受到定向選擇 (directional selection)、族群大小穩定成長或族群歷經瓶頸效應後的快速擴張。

此外，相較於 Tajima's D ，使用 F_u ' F_s 值來偵測族群歷史波動能夠得到更精確的結果 (Fu and Li, 1993)。

(2) 族群變異分布檢測 (mismatch distribution)

以 DnaSP ver. 5.0 計算兩兩個體序列間相差了多少個核苷酸 (pairwise difference)，並把全部個體比較後的結果繪製成核苷酸差異個數頻率的分佈圖。若在近期曾發生族群數量或地理分布的擴張事件，族群內快速累積大量差異小的單倍型，使圖形呈現卜瓦松 (Poisson) 的單峰分布 (unimodal distribution)；若呈現多峰分布 (multimodal distribution)，則代表族群數量穩定發展、不同變

異量的單倍型分布均勻，或是族群內呈現明顯的遺傳分化 (Rogers and Harpending, 1992)。

同時，以 Arlequin ver. 3.5.1.2 計算 sum of squared deviations (SSD)，檢定觀測值分布和以族群擴張模型建立的期望值曲線有無顯著差異 (Ramos-Onsins and Rozas, 2002)；並計算 Harpending's raggedness index (HRI; Harpending, 1994) 表示曲線的平滑程度，HRI 值越小代表曲線越平滑。當 SSD 與 HRI 在統計上皆不顯著時，表示族群呈現擴張狀態。

2.4 耳石樣本製備

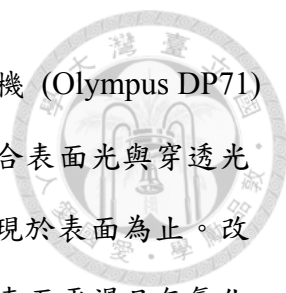
2.4.1 耳石取得及前置處理

由樣本腦顱和脊椎相連處開始，用解剖剪刀往吻端方向將頭骨剪開，以鑷子將腦部組織移除並以清水清洗腦顱，再用鑷子將位於腦部下方溝槽內之矢狀石 (Sagitta) 取出。將取出的耳石置入內有蒸餾水的培養皿中，在光學顯微鏡下以鑷子配合擦手紙剔除黏附於耳石上殘留的組織後，將耳石放入 1.5 ml 之離心管中，並置入烘箱 (50 °C) 中隔夜乾燥，最後保存於室溫當中。

統一取左側的矢狀石，以耳石溝槽 (sulcus acusticus) 朝下的方式置入包埋板中，將環氧樹脂 (EpoFix Resin) 和硬化劑 (Hardener) 以體積 15:2 攪拌混合均勻，放入抽風櫃中五分鐘抽除微小氣泡後倒入包埋板中，在光學顯微鏡下以鑷子移除黏附在耳石上的氣泡，置入烘箱 (50 °C) 中烘烤 1-2 小時使其固化後，利用慢速切割機 (Isomet, Buehler, USA) 切除多餘的樹脂，並以熱熔膠固定於載玻片上，以利往後研磨分析之用。

2.4.2 耳石研磨

耳石樣本以轉盤式研磨機 (Metaserv2000, Buehler, USA) 進行研磨，以 2400



及 2000 號砂紙，轉速 200 – 350 rpm 進行研磨，配以高解析數位相機 (Olympus DP71) 連接光學顯微鏡 (Olympus BX51) 進行觀察與拍照記錄，並配合表面光與透光交互切換觀察研磨情況，直到核心部分輪紋清楚或核心凹槽出現於表面為止。改以絨布上加上 0.05 μm 氧化鋁粉混合溶液將耳石拋光，確認樣本表面平滑且無氧化鋁粉殘留後，以 5 % EDTA 腐蝕 60 – 100 秒加深輪紋，此時在表面光下可見明顯之明暗帶交錯的年輪結構 (圖十八)，以表面光及透光分別拍照存檔。重複拋光的步驟，以高倍率之透光拍攝耳石核心附近的微細結構後，將耳石保存於室溫中。

2.4.3 耳石鋇鈣比分析

在過去有關幾種鰻形目魚類變態的研究顯示，在狹首幼生開始變態時，其輪寬會從最窄處明顯變寬，同時伴隨鋇鈣比由最高點急速下降，許多篇研究都將此特徵視為開始變態的記號 (Marui et al., 2001; Correia et al., 2003; Correia et al., 2004)。因此，為了更加精確的定義耳石核心部分微細結構所代表的意義，勢必需要輔以鋇鈣比的時序變化加以配合。

挑選了 15 顆已研磨至核心的耳石進行鋇鈣比分析，首先，先確認拋光後的耳石表面平滑無殘留之氧化鋁粉或灰塵，接著將耳石放入抽真空的烘箱中以 80 – 90 $^{\circ}\text{C}$ 烘烤數天，並不時取出以顯微鏡檢查是否有水漬殘留於耳石表面。確認樣本狀況後，將耳石從載玻片上取下，以碳膠帶固定於圓形玻璃載台上，送至中央研究院地球科學研究所之電子微探分析儀實驗室進行分析。樣本表面會先鍍上一層碳膜增加導電度，接著放入電子微探分析儀 (W-EPMA: JXA8900-R) 中，分析條件電壓 15 kV，電流 3 nA，每個分析點為 5 x 4 μm^2 ，從核心開始沿最長穿越線分析至耳石邊緣，分析各點中心點的距離為 10 μm 。與標準品比較後，可得知氧化鋇與氧化鈣的重量百分比 (wt %)，再以氧化物換算後，便可得到鋇元素 (Sr) 及鈣元素 (Ca) 的重量百分比，只要將鋇除以鈣便可以得到各分析點的 Sr / Ca (wt %) 數值。



2.5 耳石數據及年齡成長分析

2.5.1 日輪判讀

早期生活史日齡的沉積，在過去許多鰻形目鰻鱺科的魚類中已被證實，無論是野生溫帶種類 (Tsukamoto, 1989; Martin, 1995; Cieri and McCleave, 2001)、熱帶種類 (Arai et al., 2000a; Sugeha et al., 2001)，或是人工飼養實驗 (Umezawa et al., 1989; Shinoda et al., 2004) 皆有報告，鰻魚初期生活史の日齡計算也已經普遍應用在不同的物種上，因此本研究沿用此結果，假設小鰾鰾尾鯪早期生活史耳石之沉積亦是一天形成一輪。

耳石日週輪的形成過程中，是由白晝時成長快速的連續帶與夜晚時成長較慢的不連續帶所組成，在穿透光下，連續帶明亮，不連續帶則呈現深色，而一圈日週輪的定義是包含一輪明亮的連續帶與一圈深色的不連續帶。計算從 FFC (first feeding check) 到不同記號位置の日輪數目 (圖九)， T_{MC} 、 T_{GC} 及 T_{MG} (dsys)。圖中，MC (metamorphosis check) 代表輪寬從最窄處開始變寬前的最後一輪；GC (growth check) 代表 MC 後之一深刻記號，記號外之輪紋結構忽然以倍數急遽增加，甚至模糊不清；而 MG 則代表 MC 與 GC 之間輪寬微增加之區域。耳石日輪數目以 SAS 套裝軟體 (learning edition 4.1) 進行 one – way ANOVA 檢定是否有顯著差異，並以 Duncan's multiple range test 進行事後檢定。

2.5.2 日輪輪寬及平均耳石成長率計算

以影像分析軟體 (ImageJ®)，統一沿最長軸 (anterior) 計算從 FFC 到 GC 間每輪的輪寬 (increment width)，同一標本以每三輪做一平均輪寬，並繪製成圖表以觀察輪寬的時序變化。同時測量從 FFC 到 MC、GC，以及 MG 的距離 (圖九)， R_{MC} 、 R_{GC} 及 R_{MG} (μm)。再以此距離除以相對應之日輪天數，便可得到平均耳石成長率 (average otolith growth rate)， G_{MC} 、 G_{GC} 及 G_{MG} ，其單位為 $\mu\text{m} / \text{day}$ (e.g., R_{GC} / T_{GC}

= Ggc)。平均耳石成長率之統計檢定方法與日齡相同。



2.5.3 年輪判讀

雖然過去沒有關於小鰭鰭尾鯨年輪形成有效性驗證的文章，但張 (2009) 對臺灣地區同為鯨科魚類的雲紋裸胸鯨 (*Gymnothorax chilospilus*) 進行耳石邊緣成長率 (marginal increment ratio, MIR) 分析，發現年輪為一年形成一輪，且形成的高峰位於 10 - 1 月間； Matic-Skoko et al. (2011) 對地中海的澤生鯨 (*Muraena helena*) 進行 MIR 分析，也得到了相似的結果。因此，本研究假設小鰭鰭尾鯨之年輪亦是一年形成一輪，在顯微鏡下觀察 5 % EDTA 腐蝕後的耳石，可見明顯之明帶與暗帶，以暗帶之計算作為年齡的標準，並參考張 (2009)、ICES 2009 年對歐洲鰻鱺及美洲鰻鱺年齡判讀之 Workshop 及 Matic-Skoko et al. (2011) 之讀法，判讀小鰭鰭尾鯨之年齡。在年齡的判讀上，以實際觀察到的耳石情況，配合捕捉月份、假設之出生日與暗帶形成時間來估算年齡至月的精確度，詳細讀輪方法如 (圖二十) 所示。

2.5.4 體長體重關係式

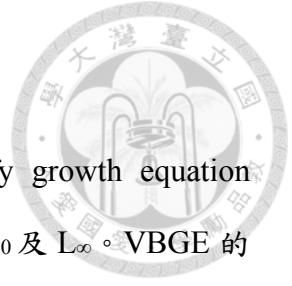
將臺灣地區樣點小鰭鰭尾鯨測量所得之體長與體重資料，繪製成曲線圖並用公式來描述之，如下：

$$BW = a(TL)^b$$

式中，a 與 b 是係數；BW 代表體重 (g)；TL 代表全長 (cm)。

2.5.5 年齡長度關係

根據臺灣地區耳石年輪判讀的結果對應全長資料，以每 2 公分為一間距，建構小鰭鰭尾鯨之年齡長度關係，用以了解臺灣地區小鰭鰭尾鯨之年齡組成結構。



2.5.6 成長方程式

將臺灣地區小鰭鰭尾鯔的年齡及全長帶入 von Bertalanffy growth equation (VBGE) 中，並以 R 進行非線性回歸得到另外三未知參數 k 、 t_0 及 L_∞ 。VBGE 的公式如下：

$$L_t = L_\infty [1 - e^{-k(t-t_0)}]$$

式中， L_t 為 t 歲時的體長； L_∞ 為理論之極限體長； k 為成長係數； t_0 為體長為零時之理論年齡。

2.5.7 讀輪精準度分析

所有耳石樣本在讀取前皆會以亂數重新排序，並給予新編號，年輪及日輪皆判讀兩次以上，每次判讀至少間距兩個禮拜。若兩次判讀結果相符則採用結果；若不相同，則按照前兩次的判讀結果，進行第三次判讀，並採用第三次的判讀結果進行後續分析。

為了討論耳石讀輪的精準度，另計算平均百分誤差 (average percent error, APE; Beamish and Fournier, 1981) 與變異係數 (coefficient of variation, CV; Campana, 2001) 加以評估，並繪製年齡別誤差圖 (age-bias plot; Campana, 2001)。APE 及 CV 的公式如下：

$$APE = \frac{1}{R} \sum_{i=1}^R \frac{|X_{ij} - X_j|}{X_j} \times 100\%$$

$$CV = \frac{\sqrt{\sum_{i=1}^R \frac{(X_{ij} - X_j)^2}{R-1}}}{X_j} \times 100\%$$

式中， R 代表重複讀輪的次數； X_{ij} 代表在第 i 次判讀時，第 j 個樣本的輪數； X_j 代表 j 個樣本在重複計算後之平均輪數。

參、結果



3.1 樣本採集

於 2014 年 7 月至 2015 年 8 月間自三個國家八個樣點共採集 176 尾小鰭鰭尾鯻，詳細採集地點如下：(1) 菲律賓：宿霧巴迪安 (BD) 39 尾；(2) 臺灣：宜蘭大溪川河口 (DX) 1 尾、花蓮石梯坪 (ST) 36 尾、臺東基翬 (JH) 32 尾、屏東車城黃金海岸 (GC) 31 尾、萬里桐 (KT) 11 尾及小琉球 (LQ) 12 尾；(3) 日本：石垣島浦底灣 (IG) 由九州大學鹿野雄一教授協助採得 2 尾，另外相同採集地點由九州大學田和篤史博士提供 12 尾表本，共計 14 尾，採樣點詳細資料如 (圖一、表一) 所示。

野外採集的情況，小鰭鰭尾鯻的棲地環境相當多變，從珊瑚礁地形到散佈礫石的淺灘皆可發現，但似乎特別偏好砂石底質的地形，通常發現的珊瑚礁地形底質都會伴隨著許多礫石或粗顆粒的珊瑚沙 (圖三)，田 (2004) 在調查時亦發現，小鰭鰭尾鯻能夠忍受較混濁、懸浮粒子多且具有許多廢棄物的水體，顯示其對環境的適應能力較強。但無論哪一類的棲地，小鰭鰭尾鯻都喜愛棲息在高潮線到中潮線附近，退潮時水深通常不會超過 50 cm，有時甚至會暴露在空氣中，這種情況下其似乎能夠鑽入富含水分的礫石或珊瑚沙中，避免在空氣中乾燥死亡。採集的過程中，無論使用炸彈魚、透抽、南極蝦或新鮮魚肉，小鰭鰭尾鯻都會加以捕食，但在農曆月初或月底新月時的活動力及食慾最旺盛，滿月時通常難以發現其蹤跡，捕獲狀況都不盡理想，推測是和躲避視覺性掠食者有最大關聯。此外，常發現小鰭鰭尾鯻和星帶蝮鯻 (*Echidna nebulosa*)、多環蝮鯻 (*E. polyzona*)、細點裸胸鯻 (*Gymnothorax pictus*)、黃邊鰭裸胸鯻 (*G. flavimarginatus*)、花鰭裸胸鯻 (*G. fimbriatus*) 及寬帶裸胸鯻 (*G. rueppellii*) 等鯻類之幼魚有共域的情況。



3.2 分子生物實驗

3.2.1 物種鑑定

利用線上資料庫 NCBI 收集了八種鯉亞科 (Muraeninae)、五種鰭尾鯉亞科 (Uropterygiinae) 及兩種作為外群的蛇鰻科 (Ophichthidae) 物種之 *COI* 序列，共計 15 條序列。將自行定序的 176 條小鰭鰭尾鯉 *COI* 序列與上述網路序列一同利用類聚分析法建構親緣關係樹 (NJ tree)。結果如 (圖四) 所示，鯉亞科及鰭尾鯉亞科的序列皆各自成單系群 (monophyletic group) 並和外群分開，雖然線上資料庫查無小鰭鰭尾鯉的 *COI* 序列，但自行定序的 176 條 *COI* 序列為單系群，且和關係最近的兩個物種塞舌爾裸臀鯉 (*Anarchias seychellensis*) 及巨頭鰭尾鯉 (*Uropterygius macrocephalus*) 為姊妹群 (sister group)，Bootstrap 值達 99，支持物種鑑定結果的正確性，所有樣本皆為小鰭鰭尾鯉，且其和塞舌爾裸臀鯉及巨頭鰭尾鯉的親緣關係較近，因此往後小鰭鰭尾鯉種內親緣關係的探討將以巨頭鰭尾鯉作為外群分析。

3.2.2 序列變異及多型性分析

總共定序了 176 尾小鰭鰭尾鯉的兩粒腺體基因，分別為 680 bp 的 *cyt b* 基因及 656 bp 的 *COI* 基因序列，將兩基因串聯得到一長度為 1336 bp 之分子標記，此分子標記經檢測後無任何插入 (insertion)、缺失 (deletion) 或停止碼 (stop codon)。1336 bp 的序列中共有 175 個變異位點 (variable sites)、60 個單變異點 (singleton variable sites) 及 101 個簡約訊息位點 (parsimony informative sites)，176 條序列共得到 130 個單倍型 (haplotype)。核苷酸組成方面，A-T 及 G-C 的比例分別為 51.8% 及 48.2%，個別比例為腺嘌呤 (adenine, A) 23.4%、鳥糞嘌呤 (guanine, G) 17.8%、胸腺嘧啶 (thymine, T) 28.4% 及胞嘧啶 (cytosine, C) 30.4%。

基因多型性方面如 (表二) 所示，全部樣本的單倍型歧異度 (Haplotype

diversity, h) 為 0.9940，各樣點則介於 0.99206 至 1 間，其中石梯坪 (ST) 最低值 0.99206；石垣島 (IG)、萬里桐 (KT) 及小琉球 (LQ) 皆為 1；臺灣所有樣本之 h 為 0.99417，菲律賓 (BD) 則為 0.99730。全部樣本的核苷酸歧異度 (Nucleotide diversity, π) 為 0.00650，各樣點介於 0.00603 至 0.00726 間，最低值出現在石梯坪 (ST)，最高值為基翠 (JH)，石垣島 (IG) 為 0.00627，臺灣所有樣本為 0.00655，菲律賓 (BD) 為 0.00642。

3.2.3 親緣關係之重建


利用 MEGA 6.0 建立最大似然樹 (maximum likelihood tree, ML tree)，使用 GTR model 並以 Bootstrap 重複 1000 次計算親源關係樹形信賴度，結果如 (圖五) 所示。巨頭鰭尾鯻為外群，以不同顏色代表不同捕獲地點，樣點間無明顯分群現象，且 Bootstrap 值皆很低。

以 Arlequin ver. 3.5.1.2 及 HapStar ver. 0.7 建構最小關聯網狀圖 (minimum spanning network, MSN)，將關係接近的單倍型連接起來，結果如 (圖六) 所示。同樣以不同顏色代表不同採集地點，結果呈現以一單倍型為中心點向外擴散，外圍有許多單一獨立的單倍型，並無觀察到明顯的地理分布趨勢，中心的單倍型包括來自石垣島 (IG)、石梯坪 (ST)、黃金海岸 (GC) 以及菲律賓 (BD) 的序列。

3.2.4 族群結構分析

(1) 遺傳分指數 (Φ_{ST}) 與基因流傳值 (Nm)

以 Arlequin ver. 3.5.1.2 計算兩兩族群間之遺傳分化指數 (Φ_{ST})，結果如 (表三)。 Φ_{ST} 值介於 -0.02476 至 0.12067 間，負的 Φ_{ST} 值沒有任何生物意義。除了小琉球 (LQ) 和其他族群之間呈現低但顯著的 Φ_{ST} 外，其他族群間之 Φ_{ST} 皆為負值。



利用 DnaSP ver. 5.0 計算兩兩族群間之基因流傳值 (N_m)，結果亦如 (表三) 所示。小琉球 (LQ) 和萬里桐 (KT) 間有最低的 N_m 值 3.68，和基翬 (JH) 間則有最高值 10.67，根據 Maruyama and Nei (1981) 及 Slatkin (1987) 的建議，各族群間皆屬基因交流順暢。

(2) 分子變異分析 (AMOVA)

將所有小鰭鰭尾鯔樣本先分為三不同緯度的地理區，日本的石垣島 (IG)，臺灣的石梯坪 (ST)、基翬 (JH)、黃金海岸 (GC)、萬里桐 (KT) 及小琉球 (LQ)，菲律賓的巴迪安 (BD)。AMOVA 分析結果如 (表四) 所示，99.63 % 的變異來自族群內，而 Fixation index 只有地理區內的族群間達顯著水準 ($\Phi_{sc} = 0.01655$, $p = 0.03$)，推測可能是由小琉球 (LQ) 樣本的序列差異所造成的。此外亦嘗試了不同的分群，AMOVA 結果皆顯示 > 90 % 的變異發生在族群內。

3.2.5 族群歷史動態

(1) 中性檢定 (neutrality test)

利用 Arlequin 3.5.1.3 計算 Tajima's D 及 Fu's F_s ，結果如 (表二) 所示。各族群除小琉球 (LQ) 的 Tajima's D 不顯著外，其餘各族群之 Tajima's D 及 Fu's F_s 皆為顯著的負值。而 Fu's F_s 相較於 Tajima's D 具更強的檢定能力 (Fu and Li, 1993)，因此推測所有族群皆曾歷經族群擴張。

(2) 族群變異分布測驗 (mismatch distribution)

以 DnaSP ver. 5.0 進行小鰭鰭尾鯔之族群變異分布測驗，核苷酸差異分布圖如 (圖七) 所示。全部樣本所繪製的圖形呈現單峰分布 (unimodal)，主要差異的核苷酸數目落在 5 到 12 個之間。全部樣本利用 Arlequin 3.5.1.3 所計算的 Harpending's raggedness index (HIR) 及 sum of square deviations (SSD) 值在統

計檢定上皆不顯著 ($p > 0.05$)。而不管以個別族群或將族群分成不同地域檢定 (e.g., 不同國家、臺灣東側及西側等)，HIR 及 SSD 在統計上皆不顯著，顯示族群曾歷經擴張。



3.3 耳石分析結果

3.3.1 耳石的微細結構與微化學

磨至核心的小鰭鰭尾鯉耳石共 175 顆，1 顆因破損嚴重無法判讀日輪，核心周圍的微細結構在穿透光下如 (圖九)，參考 Correia et al. (2006) 的方式將耳石微細結構加以定義。核心 (core, C) 位於耳石中心，為一凹陷的洞，核心周圍圍繞了一圈深刻的溝槽，為孵化輪 (hatch check, HC)，HC 外圍的第二輪深刻的記號為首次進食輪 (first feeding check, FFC)，是仔魚卵黃囊及油球吸收殆盡後開口主動攝取食物，有機質沉澱所產生的記號，在 HC 和 FFC 之間有時可觀察到 3–5 輪不明顯的輪紋結構。隨著耳石成長，在 FFC 後可見清楚的同心圓日輪構造，靠近核心的輪寬通常較寬，接著會稍微變窄，但沒有一定的規律，此階段輪寬大約在 1–2 μm 間波動。當耳石成長到一定程度後，輪寬會忽然縮減到最窄，約為 0.5–0.9 μm ，之後開始逐漸變寬至 1.5–4 μm ，此輪寬變為最窄再開始變寬的記號為狹首幼生開始變態的階段，將輪寬變寬前的最後一輪定義為變態記號 (metamorphosis check, MC)，在 MC 之前的階段定義為狹首幼生生長區 (developing leptocephalus growth zone, DLGZ)，約有 14% 的耳石無法觀察到 MC 記號。MC 之後的區域稱為輪寬增加區 (wide increment zone, WIZ)，直到外圍一深刻的記號 (growth check, GC; Ling et al., 2005) 為止，在 GC 之後的輪寬忽然以倍數增加，有些甚至模糊不清難以判讀，因此將 GC 之後的區域定義為模糊擴散區 (diffuse zone, DZ)，而 FFC 到 GC 間的區域稱作輪可數區 (increment countable zone, ICZ)。Lee and Byun (1996) 觀察到繁星糯鰻 (*Conger myriaster*) 狹首幼生在開始變態後，耳石結構會從核心周圍的

透明帶 (translucent zone) 開始形成不透明帶 (opaque zone)，透明帶在表面光下較暗、不透明帶較亮，穿透光則相反，作者將透明帶定義為狹首幼生階段，不透明帶為變態階段。小鰭鰭尾鯨耳石亦可觀察到透明及不透明帶結構，通常不透明帶會在 MC 記號後約 3–5 輪後形成 (圖八)，而 DZ 區的定義是從 GC 開始到不透明帶結束的地方為止。

將小鰭鰭尾鯨耳石 Sr / Ca 及每三輪平均的輪寬繪製成時序變化圖，以 GC 02 作為例子和微細結構互相對應如 (圖九)，其餘 14 顆則以 (圖十) 表示。結果顯示 Sr / Ca 沒有明顯的變化趨勢，大約在 $5 - 10 \times 10^{-3}$ 間波動，在 MC 記號的地方亦沒有明顯規律的變化，但除了 KT 02 外，其餘樣本的 Sr / Ca 皆在 GC 記號後忽然大幅下降，而有些樣本的 Sr / Ca 在下降前會達到高峰，如 JH 03 在到達最高值 16.6×10^{-3} 後，在 5 天內便驟降到 5.7×10^{-3} 的低值。GC 記號的出現伴隨 Sr / Ca 的下降似乎是小鰭鰭尾鯨耳石的特性，但這和其他鰻形目魚類耳石的研究所認為的 Sr / Ca 驟降伴隨耳石輪寬從最窄開始變寬代表變態記號有所不同。

3.3.2 PLD 日輪數分析

總共判讀了 175 顆小鰭鰭尾鯨耳石，計算從 FFC 到各記號的日輪數目，以 T_{MC} 、 T_{GC} 及 T_{MG} 表示。全部樣本的 T_{MC} 為 22–89 天、 T_{GC} 為 33–98 天、 T_{MG} 為 3–28 天， T_{GC} 最大值發生在小琉球 (LQ)，最小值則在巴迪安 (BD)。One-way ANOVA 及 Duncan's multiple range test 檢定的結果如 (表五)。另將各族群之 T_{GC} 以 5 天為間隔繪製成長條圖觀察分布情況 (圖十一)。

將所有樣本依照三不同緯度分析，分為：(1) 日本地區石垣島 (IG)；(2) 臺灣本島地區石梯坪 (ST)、基翬 (JH)、黃金海岸 (GC) 及萬里桐 (KT)；(3) 菲律賓地區的巴迪安 (BD)。因大溪 (DX) 只有 1 個樣本，而小琉球日輪數分布差異過大，且其屬離島洋流系統，也不納入計算，統計結果如 (表六) 所示。Duncan 事後檢定顯示日本和臺灣本島的 T_{MC} 沒有顯著差異，但大於菲律賓地區； T_{GC} 的結果亦相同；

T_{MG} 三緯度則沒有差異。同樣將 3 緯度族群的 T_{GC} 以 5 天為間隔繪製成百分比分布圖 (圖十二)，菲律賓地區的峰值發生在 41 – 45 天的區間，佔了全部的 44 %；臺灣本島的峰值發生在 46 – 50 天的區間，佔全部的 24 %，其次為 56 – 60 天佔 21 % 及 51 – 55 天佔 19 %；日本的樣本峰值發生在 56 – 60 天，佔全部的 29 %，其次為 51 – 55 天佔 21 %；發現耳石日輪數有隨緯度升高而變多的趨勢。

另外將樣本數超過 30 尾的族群挑選出來，先將日輪數利用 SAS 進行常態分布檢定，結果皆符合常態分布，認為樣本有足夠的代表力反應母族群真實情況，分別為臺灣東側的石梯坪 (ST) 及基翬 (JH)、西南側的黃金海岸 (GC) 及菲律賓的巴迪安 (BD)，同樣以 ANOVA 及 Duncan 進行檢定，結果如 (表七) 所示。結果顯示，T_{MC} 部分黃金海岸 (GC) 大於石梯坪 (ST)，和基翬 (JH) 沒有顯著差異，基翬 (JH) 和石梯坪 (ST) 沒有顯著差異，臺灣 3 樣點皆大於菲律賓巴迪安 (BD)；T_{GC} 部分，黃金海岸 (GC) 顯著大於石梯坪 (ST) 及基翬 (JH)，石梯坪 (ST) 和基翬 (JH) 沒有差異，臺灣 3 樣點亦大於巴迪安 (BD)；T_{MG} 樣點間則沒有差異。

根據上述發現，進一步探討在同緯度下，臺灣本島東側及西南側族群的日輪數是否有所差異，將族群分為：(1) 臺灣本島東部，包括石梯坪 (ST) 及基翬 (JH) 共 67 尾；(2) 臺灣本島西南部，包括黃金海岸 (GC) 及萬里桐 (KT) 共 42 尾；以 5 天為間隔繪製 T_{GC} 百分比分布圖 (圖十三)，發現兩不同分群形成錯開的波形，臺灣東側的族群峰值發生在 46 – 50 天，佔全部的 31 %，臺灣西南側的族群的峰值發生在 51 – 60 天，共佔 48 %，西南側族群的日輪數有大於東側族群的趨勢，和 T_{GC} 日輪數的統計檢定結果相符。

3.3.3 平均耳石成長率分析

測量耳石上 FFC 到各記號的距離 (R_{MC}, R_{GC}, R_{MG})，再除以相對應之天數，便得到各記號的平均耳石成長率 (G_{MC}, G_{GC}, G_{MG})，單位為 $\mu\text{m} / \text{day}$ 。全部樣本的 G_{MC} 為 0.69 – 1.60、G_{GC} 為 0.91 – 2.40、G_{MG} 為 1.23 – 4.24，G_{GC} 最大值發生在巴迪安 (BD)，

最小值則在基羣 (JH)。One-way ANOVA 及 Duncan's multiple range test 檢定的結果如 (表八)。將所有樣本的 GGC 和 TGC 進行線性回歸分析，發現呈現弱的負相關。

同樣將所有樣本依照國家代表三不同緯度分析，統計結果如 (表九) 所示。Duncan 事後檢定顯示日本和臺灣本島的 GMC、GGC 及 GMG 皆無顯著差異，且皆大於菲律賓地區。亦將超過 30 尾樣本的族群挑選出來進行分析 (表十)，結果顯示，GMC 部分黃金海岸 (GC) 大於基羣 (JH) 及巴迪安 (BD)，和石梯坪 (ST) 沒有顯著差異，基羣 (JH)、石梯坪 (ST) 及巴迪安 (BD) 沒有顯著差異；GGC 部分，臺灣三樣點無顯著差異，且皆大於巴迪安 (BD)；GMG 部分，黃金海岸 (GC) 和其他三樣點無顯著差異，基羣 (JH) 及石梯坪 (ST) 無顯著差異，但大於巴迪安 (BD)。

3.3.4 日輪寬分析

此部分將探討不同緯度族群的耳石日輪寬變化是否有所不同，比照上述作法分為三群：(1) 日本石垣島 (IG)；(2) 臺灣石梯坪 (ST)、基羣 (JH)、黃金海岸 (GC) 及萬里桐 (KT)；(3) 菲律賓巴迪安 (BD)，並將每三輪計算平均輪寬，繪製輪寬的時序變化圖，全部樣本的結果如 (圖十四) 所示。結果顯示，在 20 輪之前三緯度沒有太大差異，但 21 輪之後菲律賓樣本的輪寬明顯增加，臺灣樣本大約 24 輪後開始增加，日本樣本則在 33 輪後才開始增加，整體來看菲律賓樣本的輪寬明顯大於其餘兩者，而臺灣樣本的輪寬則略高於日本樣本。

此外，亦將耳石依照不同輪數區間分組作圖探討，分別以 10 輪以及 20 輪作為輪數區間，皆得到類似的結果 (圖十五、十六)。

3.3.5 年齡成長

(1) 體長頻度與體長體重關係式

全部樣本 176 尾的體長分布範圍為 7.1 – 33 cm 間，頻度以 16 – 18 cm 的

37 尾最多，14–16 cm 為 35 尾次之，以及 18–20 cm 為 29 尾，14–20 cm 的區間佔了全部樣本數的 57.4%，與田 (2004) 所觀察到的結果相似。各族群的體長體重範圍及平均值如 (表一) 所示，其中石垣島 (IG) 的體長範圍為 14.1–23.2 cm，以 18–20 cm 區間 8 尾最多，占整體比例的 57.14%；臺灣地區僅挑樣本數超過 30 尾的樣點敘述，石梯坪 (ST) 的體長範圍為 10.4–24.2 cm，以 14–16 cm 的 9 尾、16–18 cm 的 8 尾及 18–20 cm 的 7 尾最多，14–20 cm 所佔的比例為 66.67%；基羣 (JH) 的體長範圍為 14.1–28.9 cm，以 14–16 cm 的 9 尾及 16–18 cm 的 7 尾最多，合佔全部樣本的 50%；黃金海岸 (GC) 的體長範圍 7.1–32.9 cm，以 24–26 cm 為 9 尾最多，佔全部比例的 29.03%；巴迪安 (BD) 體長範圍 12.7–19.8 cm，以 16–18 cm 的 18 尾及 14–16 cm 的 12 尾最多，合佔全部的 76.92%。

體長體重關係式的部分，田 (2004) 曾將小鰭鰭尾鯧雌鯧與雄鯧分別進行迴歸分析，結果發現雌雄間差異不大，在相同體長下，似乎雌鯧有較重的趨勢，但沒有透過統計加以檢定，推測可能是生殖季時所捕獲的抱卵雌鯧個體所造成的影響。由於小鰭鰭尾鯧體型小的樣本數量不多，且小型個體性別難以確認，若去除恐影響迴歸準確度，因此將雌雄合併，而不同緯度可能也會影響生長狀況，最後只以臺灣的樣本進行分析，扣除一尾酒精樣本後剩下 122 尾，以非線性迴歸作圖如 (圖十七)，得到關係式如下：

$$BW = 7.83 \times 10^{-4} \times TL^{3.02} \quad (R^2 = 0.96, n = 122)$$

(2) 年輪判讀、頻度與成長方程式

以表面光觀察 5% EDTA 腐蝕過的耳石表面，日本及臺灣的樣本皆可觀察到清楚的年輪結構 (圖十八)，但菲律賓樣本的一年輪構造卻不是非常清楚，常有許多連續或不連續的細輪交互出現以致難以判讀 (圖十九)，推測可能在低

緯度地區海水溫度四季變化不明顯，導致年輪沉積也不清楚。再者，考慮到不同地區的生長情況可能有所不同，亦將日本的族群去除，僅判讀臺灣 123 尾樣本的年齡。經過出生月份及捕捉月份的校正後（圖二十），得到的年齡資料為連續性的，範圍為 0.92 – 13.0 歲，平均年齡 5.00 ± 2.33 歲。

臺灣小鰭鰭尾鯨的年齡體長關係如（表十一）所示，結果顯示 3 + 歲的頻度最高，共有 29 尾，其次為 4 + 歲 21 尾及 2 + 歲 20 尾，共佔全部樣本的 56.91 %；最少者為 0 + 及 12 + 歲各為 1 尾，11 + 歲則為 0 尾。體長頻度結果顯示，頻度最高的長度範圍為 14 – 16 cm 及 16 – 18 cm，各為 19 尾，其次為 18 – 20 cm 及 24 – 26 cm，各為 15 尾；最少者為 6 – 8 cm 及 8 – 10 cm，分別為 1 及 0 尾。

成長方程式建立同樣雌雄合併，理由如上述，以臺灣 123 尾樣本建立之 von Bertalanffy growth equation (VBGE)，得到之參數分別為 $L_{\infty} = 34.26$ cm， $k = 0.191 \text{ yr}^{-1}$ ， $t_0 = -0.221$ yrs，成長方程式表示如下（圖二十一）：

$$L_t = 34.26 [1 - e^{-0.191(t+0.221)}]$$

3.3.6 讀輪精準度分析

年輪判讀方面，只計算臺灣 123 尾樣本，每個樣本皆可判讀年輪資料，判讀兩次的平均百分誤差 (Average percent error, APE) 與變異係數 (Coefficient of variation, CV) 分別為 0.98 % 及 1.39 %；日齡方面，全部 176 尾樣本中只有 1 尾因處理不當造成無法讀取，其餘 175 尾樣本判讀兩次後的平均 APE 與 CV 分別為 2.66 % 及 3.76 %，年齡別誤差圖如（圖二十二）所示。

肆、討論



4.1 小鰭鰭尾鯔的族群遺傳結構

4.1.1 分子標記的檢定能力

分析 176 條 *COI* 序列後，由和不同鯔科魚類及外群 *COI* 基因所建構的類聚親緣關係樹 (NJ tree) 所示 (圖四)，所有序列皆歸類在鰭尾鯔亞科 (Uropterygiinae)，呈現單系群並和姊妹群間具高達 99 的 bootstrap 值，證明所有的樣本皆是小鰭鰭尾鯔，包括目前所記錄最小的小鰭鰭尾鯔個體 (7.1 cm; 圖二)，藉由分子技術可進一步確認物種鑑定的準確性，對於往後的成長方程式建構或耳石分析上都有很大的助益。


本研究所選用的兩個基因標記 cytochrome *b* (*cyt b*) 及 cytochrome *c* oxidase subunit I (*COI*) 皆屬於粒線體 DNA (mtDNA)，mtDNA 具有下列性質：(1) 本身組成保守，因缺乏修補機制使得複製忠誠度低，變異容易保留 (Dlayton, 1982)；(2) 母系遺傳的特性，為生物親緣關係研究的良好材料；常被應用於研究族群結構、基因交流及生物地理。在 mtDNA 中，*cyt b*、*COI* 及 control region (*D-loop*) 都是常被用來研究族群遺傳結構的基因，*cyt b* 及 *COI* 屬於中等演化速度的基因，兩者皆是蛋白質轉譯基因 (protein-coding genes)，珊瑚礁魚類 *cyt b* 的演化速度已被普遍接受為每百萬年 2% (Bowen et al., 2001)，而海洋魚類 *COI* 基因的變異速率大約是每百萬年 1.2% (Bermingham et al., 1997)；*D-loop* 是屬於演化速度較快的 mtDNA，約從每百萬年 2% (Sato et al., 2003) 到 20% (Bowen and Grant, 1997)。雖然 *D-loop* 的演化速度較快，應累積較多的變異，但 *D-loop* 本身並非蛋白質轉譯基因，在序列排序上並不容易，且須承擔錯誤排序的風險，而本研究所選用的 *cyt b* 及 *COI* 則無此問題，以此二基因串聯作為分子標記應能得到足夠且準確的族群遺傳訊息。



4.1.2 小鰭鰭尾鯉的遺傳多樣性與族群歷史動態

單倍型歧異度 (h) 部分，所有族群的數值都很相近，最低者為石梯坪 (ST) 的 0.99206，最高者為石垣島 (IG)、萬里桐 (KT) 及小琉球 (LQ) 皆為 1，此三者皆屬樣本數較少的族群，分別為 14、11 及 12 尾，推測是因為樣本數太少，重複的單倍型沒有被採集到，因此才呈現 $h = 1$ 的情況，其餘 4 個樣本數大於 30 尾的族群的 h 值皆小於 1。核苷酸歧異度 (π) 部分，最低者為石梯坪 (ST) 的 0.00603，最高者為基翠 (JH) 的 0.00726，所有族群的 π 皆小於 0.01。所有樣本的 h 及 π 分別為 0.9940 及 0.00650，呈現高的 h 與低的 π ，與先前幾篇利用 mtDNA 分析鰻形目魚類的研究比較，雖同樣擁有狹首幼生階段，但可分為不同的生活史策略：(1) 具固定產卵場且會進行生殖洄游的淡水種類，歐洲鰻鱺 (*Anguilla anguilla*) $h = 0.819$ ， $\pi = 0.005$ (Daemen et al., 2001)；花鰻鱺 (*A. marmorata*) $h = 0.996$ ， $\pi = 0.0416$ (Donovan et al., 2012)；日本鰻鱺 (*A. japonica*) $h = 1$ ， $\pi = 0.0094$ (Gong et al., 2014)；(2) 同樣有若干產卵場且會進行生殖洄游的海水種類，歐洲糯鰻 (*Conger conger*) $h = 0.9$ ， $\pi = 0.004$ (Correia et al., 2012) 及 $h = 0.804$ ， $\pi = 0.0051$ (Miralles et al., 2016)；(3) 定棲在地產卵型的海水種類，中華鬚蛇鰻 (*Cirrhimuraena chinensis*) $h = 0.967$ ， $\pi = 0.002$ (Li et al., 2014)；黃邊鰭裸胸鯉 (*Gymnothorax flavimarginatus*) $h = 0.997$ ， $\pi = 0.012$ 、疏斑裸胸鯉 (*G. undulatus*) $h = 0.997$ ， $\pi = 0.012$ 、斑馬裸胸鯉 (*Gymnomuraena zebra*) $h = 0.998$ ， $\pi = 0.012$ 及星帶蝮鯉 (*Echidna nebulosa*) $h = 0.995$ ， $\pi = 0.014$ (Reece et al., 2011)；以及生殖模式還不清楚的灰海鰻 (*Muraenesox cinereus*) $h = 0.968 - 0.982$ (Kitanishi et al., 2013)；上述研究顯示，無論哪一種生殖模式的鰻形目魚類都有著高 h 及低 π 的共通點。

Grant and Bowen (1998) 提出利用不同高低數值組合的 h 及 π ，可用來推測過去族群可能歷經的歷史事件，認為高的 h 及低的 π 是代表在過去的一段時間內，該族群只有低的有效族群，隨後的快速擴張產生了許多新的、少變異量的單倍型，



使得 h 值偏高，但累積的變異量卻不足以讓 π 提升。有兩種可能歷經的歷史事件會造成此結果：(1) 族群歷經創始者效應 (founder effect)，其後快速擴張形成現今的分布狀況；(2) 族群曾歷經瓶頸效應 (bottleneck effect)，事件過後快速擴張成現今分布狀態。

東亞島弧地區的小鰭鰭尾鯻是否歷經族群擴張，可利用中性檢定之 Tajima's D 及 F_s 來加以驗證，所有族群除小琉球 (LQ) 之 D 值不顯著外，其餘皆為顯著負值，顯示族群受到定向選擇 (directional selection) 或歷經族群擴張。以 F_s 來分析，越偏離 0 的數值代表受到上述事件的影響越顯著，4 個樣本數大於 30 尾族群的 F_s 皆小於 -20，而樣本數較少的族群 F_s 值則介於 -4 到 -8 之間。Simonsen et al. (1995) 提出中性檢定的效力及可信度區間，會受到樣本數大小及序列的長短所影響，越多樣本及越長的序列可以提高中性檢定的效力，又以增加樣本數目效果更好。因此本研究採取大量採集樣本的策略，包含 4 個超過 30 尾個體的族群，應能有效反應真實母族群情況，而樣本數較少的族群，推測增加樣本數目後應能達到更偏離 0 的 F_s 值。除此之外，族群變異分布檢測 (mismatch distribution) 的結果亦顯示族群曾歷經快速擴張 (圖七)，加強了中性檢定的可信度。

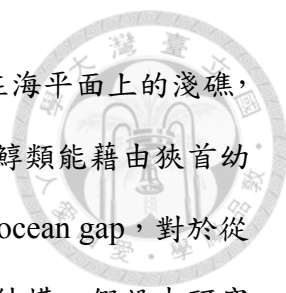
根據 Voris (2000) 所繪製的更新世 (Pleistocene) 海水水位高度及海岸線地圖推測小鰭鰭尾鯻可能歷經的地質事件，圖中顯示當冰河時期海平面下降、低於現今 120 m 時，臺灣透過陸橋與亞洲大陸相連，對於棲息在潮間帶的小鰭鰭尾鯻來說，棲地的範圍受到相當大的變動，許多現今小鰭鰭尾鯻的棲地在當時暴露在海面上，尤其是臺灣西南側的樣點包括黃金海岸 (GC)、萬里桐 (KT) 及小琉球 (LQ) 更是陸橋的一部分。利用 Voris (2000) 的研究來推測，在過去數次的冰河時期小鰭鰭尾鯻可能因棲地的縮減與破碎化使得族群量降低 (瓶頸效應)，當間冰期海平面上升後再藉由狹首幼生階段使族群快速擴張；此外，黃金海岸 (GC)、萬里桐 (KT) 及小琉球 (LQ) 地區可能還歷經過區域性滅絕 (local extinction) 與再殖民 (re-colonization) 等事件，符合中性檢定所預期的結果。



4.1.3 小鰭鰭尾鯧的族群結構

在遺傳分化指數 (Φ_{ST}) 的檢定中,除小琉球 (LQ) 和各族群間有低度分化外,其餘兩兩族群間皆無分化,加上大於 1 的基因流傳值 (N_m ; 表三),顯示小鰭鰭尾鯧族群間基因交流順暢,推測是狹首幼生經長 PLD 的擴散所致。劉 (2014) 對於花鰻鱚玻璃鰻 PLD 的研究指出,在呂宋島東側及日本九州所採集到玻璃鰻樣本的 PLD 只相差了約 38 天,意即狹首幼生藉由洋流從呂宋島東側漂送至日本南部只需約 38 天,本研究所觀察到小鰭鰭尾鯧的 T_{GC} 為 33 - 98 天,應已足夠使其於東亞島弧各族群間基因交流順暢。而小琉球 (LQ) 和其他族群間的低度分化有兩種可能的解釋:第一種解釋為採樣上的誤差所造成,小琉球 (LQ) 的樣本數只有 12 尾,可能有許多單倍型沒有被採集到,使得分析遺傳分化指數時造成誤差,在最大似然親緣關係樹 (ML tree; 圖五) 中小琉球 (LQ) 的單倍型多集中在同一個 clade 中但非呈現單系群 (monophyletic group),其他族群的單倍型則較分散,最小關聯網狀圖 (MSN; 圖六) 中亦無法觀察到單倍型有任何地理分布上的趨勢,以上數據可支持採樣誤差的論點,此外小琉球 (LQ) 樣點距黃金海岸 (GC) 及萬里桐 (KT) 的地理距離僅 40 餘公里,對於具狹首幼生擴散期的魚類來說,在如此短的地理距離間應不易產生遺傳分化;第二種解釋為小琉球 (LQ) 確實和其他族群間有低度的分化存在。

Reece et al. (2010, 2011) 針對四種鯧科魚類進行大範圍的採樣,樣點包含了印度洋及整個太平洋區域,以及兩個天然地理屏障 EPB、SS,雖然兩個屏障對於許多海洋物種造成基因交流上的阻隔 (Randall, 1998),但在 Reece et al. (2010, 2011) 的研究中發現,以此二地理屏障所劃分出來的三個地理區,在 AMOVA 檢定下最多只有 3.9% 的變異可被不同地理區所解釋,超過 95% 的變異仍存在於族群內。雖然綜觀泛印度-太平洋海域的變異主要發生在族群內,作者在 pairwise Φ_{ST} 的比較中發現,SS 兩側族群間皆無分化,但 EPB 兩側卻有部分族群存在低度的基因分化,




與本研究所觀察到的情形類似。作者認為 SS 在冰河時期為暴露在海平面上的淺礁，在當時確實阻隔了兩側基因的交流，當間冰期海平面下降時，鯉類能藉由狹首幼生的擴散快速抹去暫時的族群結構；然而 EPB 是好幾千公里的 ocean gap，對於從前或現今都是一直存在的地理屏障，持續造成弱但顯著的族群結構。假設本研究中小琉球 (LQ) 的 pairwise Φ_{ST} 若能夠代表真實族群情況，則小琉球海域對小鰭尾鯉來說可能存在某種程度的地理屏障，使其族群結構有所不同，推測可能與繁殖季時臺灣西南海域的水文變化有關，從耳石日輪數分布的不均與極大值的出現亦可觀察出些跡象 (圖十一)，將於後續再深入討論。

上述資料可得出下列結論：(1) 各族群皆歷經族群擴張；(2) 東亞島弧海域小鰭尾鯉幾乎沒有族群遺傳結構；(3) 小琉球海域對小鰭尾鯉可能有潛在的地理屏障存在。接下來對耳石部分的數據將建立在上述條件下進行討論。

4.1.4 漁業壓力是否減少基因多樣性

承接 4.1.1 及 4.1.2 的討論，認為演化速率適中的 *cyt b* 基因應較適合用來探討基因多樣性的波動，將本研究的結果與其他以 *cyt b* 探討鰻形目魚類基因多樣性的研究彙整為 (表十二)，以單倍型歧異度 (h) 及核苷酸歧異度 (π) 來估計基因多樣性，由於在文獻中有些物種缺乏上述兩資訊的描述，因此亦同時以單倍型的數量 (n) 除以樣本個體數 (N) 作為基因多樣性的略估資訊。

若只以 *cyt b* 基因來探討，小鰭尾鯉擁有最高的 h 及 π ，分別為 0.977 及 0.008，歐洲鰻鱺 0.732 及 0.004 次之，中華鬚蛇鰻 0.700 及 0.002 最低； n/N 的結果為小鰭尾鯉 0.569 最高，花鰻鱺 0.380、中華鬚蛇鰻 0.241 次之，最低者為歐洲鰻鱺 0.159。以經濟價值來分析，上述四者中只有歐洲鰻鱺為重要的經濟性物種，族群數量在 1980 年代後便大幅減少 (van Ginneken and Maes, 2005)，與觀察到的低 h 、 π 及 n/N 值相符，並低於同樣會進行生殖洄游但非經濟性物種的花鰻鱺；中華鬚蛇鰻廣布於中國及南海的沿岸，雖有食用價值但產量不高，為貝類養殖中的危害




物種 (Zhang et al., 1982)，雖然中華鬚蛇鰻的生殖模式目前並不清楚，但一般認為是與小鰭鰭尾鯧相同的在地產卵型物種 (Li et al., 2014)，並非經濟性物種的中華鬚蛇鰻，其基因多樣性卻明顯的低於小鰭鰭尾鯧，推測可能與近年中國沿岸的汙染造成棲地及族群量縮減所致，此外，有些中國沿岸的貝類養殖者亦會以施藥的方式去除危害物種，也可能造成中華鬚蛇鰻的族群數量減少。上述的分析可歸納，族群數量大幅減少的歐洲鰻鱺相較於花鰻鱺似乎有基因多型性減少的趨勢，非經濟性物種的中華鬚蛇鰻則可能因為汙染等其他因素導致基因多樣性的降低，本研究的小鰭鰭尾鯧則展現了高的基因多樣性，顯示族群數量應仍相當大且穩定，保有相當多的基因型。

以 *cyt b* 與 *COI* 串聯的分子標記與星帶蝟鯧、疏斑裸胸鯧、黃邊鰭裸胸鯧及斑馬裸鯧比較，發現相近的 h 與 n/N 數值，這 4 種鯧類雖有食用及觀賞價值，但並非主要的經濟性魚種，捕獲量相較於鰻鱺科的魚類來說並不高，加上與小鰭鰭尾鯧相似的生殖模式，推測為造成相似結果的主要原因；但觀察 π 數值發現 4 種鯧類為 0.012–0.014 間，小鰭鰭尾鯧卻只有 0.006，推測為採樣範圍的影響所造成的，Reece et al. (2011) 對此 4 種鯧類的採集範圍包括了印度洋及太平洋地區，採集到了較多不同族群的單倍型，因此使得 π 較高，而本研究對小鰭鰭尾鯧的採樣範圍僅侷限於東亞島弧海域，使得 π 相對較低。

總結上述，以 *cyt b* 基因探討漁業壓力是否造成基因多樣性的減少，似乎能夠觀察到些許的趨勢，但目前相關的研究還是非常不足，未來增加其他物種的研究資訊方能作更詳盡的探討，同時也必須考慮其他影響因素，如使用基因片段的長度、不同的生活史策略及環境棲地的改變等。

4.2 小鰭鰭尾鯧耳石結構與化學

4.2.1 年齡成長



以 5% EDTA 腐蝕過後的耳石在表面光下可見清楚的年輪結構，為了使年齡數據更為精確，本研究根據假設之出生日與暗帶形成時間，配合捕捉月份進行校正，使年齡資料精確至以月為單位，並產生連續性而非整數的年齡數據。羅 (2009) 歸納出大多數雌鯧的成熟月份為水溫回暖的 5–8 月間，其中包含檢視了 9 尾小鰭鰭尾鯧雌鯧樣本，認為其成熟的月份為 8 月，而本研究實際採樣的情況，發現多尾 7–8 月所採集到的雌鯧腹部腫脹，輕擠壓即有鵝黃色的成熟的卵粒從泄殖孔排出，認為 8 月為確定之小鰭鰭尾鯧產卵月份，因此將假定的出生日期設為 8 月；張 (2009) 發現雲紋裸胸鯧 (*G. chilospilus*) 的年輪為一年形成一輪，且暗帶形成的高峰位於 10–1 月間，似乎和冬季水溫下降、生長速率減低有關，本研究實際觀察小鰭鰭尾鯧耳石邊緣暗帶形成的情況，發現 11 月及 2 月捕獲的樣本耳石邊緣全部皆為暗帶，6–9 月所捕獲的樣本大部分邊緣為明帶，但有約 12.7% 的樣本邊緣具有暗帶，因此假設 11 月為暗帶形成的月份，並推測小鰭鰭尾鯧年輪暗帶形成的原因主要是冬季水溫降低使成長速率減緩所致，但亦有部分因素與夏季生殖活動有關 (Adachi et al., 2000)，與張 (2009) 所觀察到的情況類似。根據上述結果，將小鰭鰭尾鯧年齡判讀的方式標準化，呈現於 (圖二十)。


本研究用來建構小鰭鰭尾鯧 von Bertalanffy growth equation (VBGE) 的樣本共 123 尾，全長分布範圍 7.1–33 cm，年齡分布範圍 0.92–13.0 yr， $L_{\infty} = 34.26$ cm， $k = 0.191$ yr⁻¹， $t_0 = -0.221$ yrs。全長分布方面，採集到最大個體為 33 cm，大於臺灣魚類資料庫及 Fishbase 所描述的最大體長 30 cm，田 (2004) 的調查中雖然採集到最大紀錄 37.3 cm 的小鰭鰭尾鯧，但數量只有 1 尾，次之的個體為 33.5 cm 也僅有 1 尾，顯示大於 33 cm 的小鰭鰭尾鯧在族群中所佔的比例很低，本研究亦採集到最小紀錄的小鰭鰭尾鯧 (7.1 cm)，因此認為樣本年齡的範圍完整，所建構的成長方程式應有足夠的代表力。將小鰭鰭尾鯧的 L_{∞} 與 k 值和其他鰻形目魚種比較，歐洲糯鰻 $L_{\infty} = 271$ cm， $k = 0.037$ yr⁻¹； $L_{\infty} = 265$ cm， $k = 0.07$ yr⁻¹ (Sullivan et al., 2003; Correia et al., 2009)；雲紋裸胸鯧雄鯧 $L_{\infty} = 43.3$ cm， $k = 0.167$ yr⁻¹，雌鯧 $L_{\infty} = 41.6$ cm， $k =$

0.13 yr⁻¹ (張, 2009); 日本鰻鱺 $L_{\infty} = 117.8 \text{ cm}$, $k = 0.114 \text{ yr}^{-1}$ (Lin and Tzeng., 2009); 澤生鯻 (*Muraena helena*) $L_{\infty} = 162.7 \text{ cm}$, $k = 0.089 \text{ yr}^{-1}$ (Matić-Skoko et al., 2011)。Branstetter and Stiles (1987) 曾將 VBGE 中的 k 值加以歸類: (1) $k = 0.05 - 0.10 \text{ yr}^{-1}$ 屬成長緩慢; (2) $k = 0.10 - 0.20 \text{ yr}^{-1}$ 屬一般成長速率; (3) $k = 0.20 - 0.50 \text{ yr}^{-1}$ 屬快速成長之物種。小鰭鰭尾鯻 $k = 0.191 \text{ yr}^{-1}$ 屬於中偏快的成長速率, 將上述鰻形目物種之 L_{∞} 與 k 進行線性回歸得到負相關 ($p > 0.01$, $R^2 = 0.8623$; 附錄二), 顯示極限體長越大的物種擁有越慢的成長速率, 極限體長越小的物種擁有越快的成長速率。

田 (2004) 對小鰭鰭尾鯻生殖生物學的研究發現, 調查到雌鯻之性成熟體長範圍介於 13.2 – 30.2 cm, 平均值為 $22.37 \pm 4.41 \text{ cm}$, 但作者並未描述雌鯻 50% 的性成熟體長, 將 13.2 及 22.37 cm 假設為雌鯻最小性成熟體長及平均性成熟體長帶入本研究所建立的 VBGE, 分別得到 2.33 及 5.32 yr, 顯示小鰭鰭尾鯻具有成長速率快且性成熟年齡較早的生物特性。

4.2.2 耳石微細結構與微化學

本研究所觀察到小鰭鰭尾鯻耳石微細結構如下, 核心 (core, C) 為一凹陷的洞, 在核心周圍有一很深的記號為孵化輪 (hatch check, HC), 接在 HC 後一明顯的記號是首次進食輪 (first feeding check, FFC), HC 和 FFC 間有時可觀察到 3 – 5 輪不明顯的輪紋結構, 通常 FFC 後的輪寬較寬, 然後會逐漸變窄, 但每顆耳石的狀況不盡相同, 輪寬會在 1 – 2 μm 間波動, 隨著耳石繼續成長, 在 22 – 89 天左右輪寬會忽然變為最窄, 大約為 0.5 – 0.9 μm , 輪寬變寬前的最後一輪為變態記號 (metamorphosis check, MC), 之後逐漸變寬為 1.5 – 4 μm , 持續 3 – 28 天後生成一很深的溝槽 (growth check, GC), 溝槽外的輪寬忽以倍數增加 (5 – 15 μm), 有時呈輻射狀模糊不清 (圖九)。將 MC 之前的區域定義為狹首幼生生長區 (developing leptocephalus growth zone, DLGZ), MC 和 GC 間為輪寬增加區 (wide increment zone, WIZ), GC 之後為模糊擴散區 (diffuse zone, DZ)。此外可觀察到兩種不同的耳石結



構存在，靠近核心的部分結構較為鬆散，在穿透光下較明亮，在輪寬變到最窄再變寬後大約 3–5 輪時，耳石結構忽然轉變為較致密，在穿透光下顯得較昏暗（圖八）。微化學分析的部份，發現 Sr / Ca 在核心之後沒有明顯的變化趨勢，大約在 $5 - 10 \times 10^{-3}$ 間波動，但在 GC 之後忽然大幅下降。

Ling et al. (2005) 曾描述同為鯨科魚類的疏條紋裸胸鯨 (*G. reticularis*) 耳石之微細結構與微化學，耳石輪寬在核心之後就不斷快速增加，直到一處很深的記號，記號後的輪紋變為輻射狀且無法讀取，作者將此記號定義為 GC，同時在 GC 後 Sr / Ca 會快速從最高值 7.5×10^{-3} 驟降至 4.0×10^{-3} ，藉此將 GC 定義為變態開始的記號，作者也發現灰海鰻同樣也有 GC 記號的產生。外圍的深刻記號伴隨 Sr / Ca 忽然下降的結果與本研究所觀察到的情況一致，因此本研究亦將此記號定義為 GC。但 Ling et al. (2005) 認為 GC 是狹首幼生開始變態的記號，與目前鰻形目魚類耳石的研究明顯不符，一般學者所認定的變態記號為輪寬從最窄忽然變寬，同時伴隨 Sr / Ca 的下降，此特性已由 Kuroki et al. (2005) 的研究所印證，其他許多淡水鰻、海水鰻及海鱧都發現相同的現象 (Marui et al., 2001; Correia et al., 2004; Lee et al., 2008)。Correia et al. (2004) 描述大洋糯鰻 (*C. oceanicus*) 狹首幼生的耳石結構，發現開始變態時耳石輪寬會從最窄的 $0.65 \mu\text{m}$ 忽然增加至 $1.20 - 1.50 \mu\text{m}$ ；歐洲糯鰻亦被發現從最窄的 $0.42 \mu\text{m}$ 忽然增加至 $0.86 \mu\text{m}$ (Correia et al., 2006)；寬鰭鰻鱏 (*A. reinhardtii*) 從最窄的 $0.3 \mu\text{m}$ 忽然增加至 $2.2 \mu\text{m}$ (蕭，2002)；與本研究所觀察到的從最窄 $0.5 - 0.9 \mu\text{m}$ 變寬為 $1.5 - 4 \mu\text{m}$ 類似，因此推論 MC 記號在小鰭尾鰻耳石中應代表變態的開始。Lee and Byun (1996) 觀察繁星糯鰻 (*C. myriaster*) 狹首幼生的耳石，發現開始變態後耳石結構會從核心周圍的透明帶 (translucent zone) 開始形成不透明帶 (opaque zone)，透明帶在表面光下較暗、不透明帶較亮，穿透光則相反，作者將透明帶定義為狹首幼生階段，不透明帶為變態階段；陳 (2004) 觀察變態中的大海鱧 (*Megalops cyprinoides*) 狹首幼生也發現，開始變態後的大海鱧耳石所沉積的有機質暗帶比變態前更為明顯，在穿透光下變態期的區域比狹首幼生



期更為昏暗；本研究亦觀察到透明帶與不透明帶的結構，暗帶形成的位置大約在 MC 記號後 3-5 輪處，假設小鰭尾鯢的不透明帶亦是在變態後形成，便更確認了 MC 為變態記號的可信度。

本研究中觀察到小鰭尾鯢耳石 Sr / Ca 下降時間與 MC 記號的不一致性，反而是伴隨著 GC 及 DZ 的出現而下降，關於 Sr / Ca 的下降有幾種不同的假說：(1) 變態開始後，狹首幼生體內的 GAG (glycosaminoglycan) 快速分解產生骨骼發育所需的能量，GAG 對於二價離子有很強的吸收力，狹首幼生變態後大量失去 GAG 導致對於二價鈣 (Sr^{2+}) 的吸收能力降低 (Pfeiler, 1986; Pfeiler, 1991); (2) 變態的狹首幼生滲透壓調節能力變好，對離子的滲透性變差，導致吸收沉澱於耳石上的 Sr 也大幅減少 (Pfeiler, 1986; Hulet and Robins, 1989; Pfeiler and Lindley, 1989); (3) 變態開始後耳石成長速率大幅增加，稀釋了 Sr 的濃度導致 Sr / Ca 下降。Shiao and Hwang (2004) 發現狹首幼生在變態時給予甲狀腺素，可以促進耳石成長速率，但抑制甲狀腺素合成，則會造成耳石鈣化停止；Yamano et al. (1991) 觀察到狹首幼生在變態過程中體內的甲狀腺素會大幅增加；陳 (2004) 發現開始變態後的大海鰻狹首幼生體長會急遽縮短，但耳石輪寬反而大幅增加，耳石沉積並沒有停止且仍維持一天形成一輪，以上三篇研究都能支持第三個假說。

若小鰭尾鯢 Sr / Ca 大幅下降是因耳石成長率快速增加所致，就有需要了解 GC 記號代表的生物意義。D'Ancona (1931) 觀察到歐洲糯鰻在變態開始後還是會持續成長，直到體長開始縮減為止，因此正在變態的狹首幼生會比變態前還大。根據上述觀察，Correia et al. (2006) 認為 WIZ 是狹首幼生開始變態後最後的成長階段，直到體長開始收縮為止；Lee et al. (2008) 提到有些物種在變態時，耳石輪寬的大幅增加會發生在外部型態開始改變之前，正好呼應了 Correia et al. (2006) 的看法。陳 (2004) 發現大海鰻開始變態後耳石輪寬由 2.81 μm 急遽增加為最大值 23.32 μm ，同時伴隨狹首幼生體長的急遽縮減，觀察作者所拍攝的耳石照片 (附錄三)，發現大海鰻開始變態後的耳石結構與本實驗所觀察到的 DZ 非常相近，且 Sr /

Ca 與輪寬變化也相當符合 (本研究輪寬增加為 5 – 15 μm)。

總結上述，本研究認為小鰭鰭尾鯨耳石微細結構所代表的生物意義如下述：耳石輪寬由最窄處開始變寬代表變態的記號 (MC)，開始變態後的狹首幼生會再持續生長一小段時間 (WIZ)，當體長開始縮減時產生 GC 記號，隨後耳石輪寬大幅增加甚至模糊 (DZ)，並伴隨著 Sr / Ca 的急遽下降。

4.2.3 讀輪精確度

Campana (2001) 統計了 131 篇有計算讀輪精確度的文獻，整體來分析有 57 % 的學者選用變異係數 (Coefficient of variation, CV)；年輪精確度的方面，平均百分誤差 (Average percent error, APE) 與 CV 所佔的比率各為 50 %；而微細結構精確度方面，CV 是較常被學者所使用的方法 (84 %)，此外，作者認為 APE 與 CV 值分別要低於 5.5 % 及 7.6 % 才是可以被接受的。本研究對臺灣地區 123 尾年輪與全部樣本 175 尾日輪的讀輪精確度各別都計算了 APE、CV 並繪製年齡別誤差圖 (age-bias plot)。年輪的 APE 與 CV 分別為 0.98 % 及 1.39 %，日輪為 2.66 % 及 3.76 %，年齡別誤差圖如 (圖二十二)，皆顯示讀輪的精確度高，年輪與日輪數據具有相當的可信度。

4.3 小鰭鰭尾鯨幼生的成長與漂送機制

4.3.1 小鰭鰭尾鯨之 PLD

根據耳石微細結構的定義，本研究認為 MC 代表小鰭鰭尾鯨可開始變態的時間點，而 GC 記號則可能是代表體長開始縮減的時刻，觀察日輪數統計的結果 (表五)。在 T_{GC} 的部分，小琉球 (LQ) 與黃金海岸 (GC) 最高，萬里桐 (KT) 與石垣島 (IG) 次之，再者為石梯坪 (ST) 與基羣 (JH)，最低者為巴迪安 (BD)；T_{MG} 各族群沒有差異；T_{MC} 則是日本與臺灣各族群沒有差異，但皆大於巴迪安 (BD)。整

合上述資料發現各族群日輪數主要的差異來源是 T_{MC} (開始變態的時間點), 全部樣本的 T_{MC} 介於 22–89 天之間, 顯示這段期間為小鰭鰭尾鯻狹首幼生具變態能力的階段, 稱為 metamorphic competence (Hadfield et al., 2001); 至於 T_{MG} 各族群間沒有差異, 顯示此區間的變化主要是因為個體差異所造成, 推測是狹首幼生在開始變態後, 有一段短暫的緩衝時間 (本研究顯示為 3–32 天) 可以調整體長開始縮短的時間點, 因體長開始縮短後便不適合繼續在大洋表層行浮游性生活, 這段彈性的時間使之可以有最大的機會尋覓到適合的環境並進行沉降。

關於影響狹首幼生發育的因素, 根據前言 1.1.2 中所提及的幾篇研究, 可大致歸納為下列幾點: (1) 幼生從產卵場到成體棲息地所遷徙距離 (Kuroki et al., 2006; Kuroki et al., 2009; Miller, 2009); (2) 狹首幼生的最大體長 (Ma et al., 2005); (3) 海水水溫 (Umezawa and Tsukamoto, 1991; Fukuda et al., 2009; Han, 2011); (4) 其他環境因子。關於幼生遷徙距離的幾篇研究都是以淡水鰻鱺科的物種為研究對象, 鰻鱺科魚類的生殖特性為降海洄游, 回到數千公里遠的固定產卵場交配, 但根據陳等 (1994) 的觀察小鰭鰭尾鯻為在地產卵型魚類, 狹首幼生所遷徙的距離無從比較, 但推測應沒有特定的規律性, 此因素可以排除。關於狹首幼生最大體長的部分, 因研究對象為同一物種, 此因素也可排除。以下將針對海水水溫以及其他環境因子對小鰭鰭尾鯻幼生的成長與漂送進行討論。

4.3.2 海水水溫對小鰭鰭尾鯻幼生發育之影響

為探討不同水溫對於小鰭鰭尾鯻幼生發育的影響, 本研究將所有族群依照三個不同的國家 (日本、臺灣本島及菲律賓) 區分為三不同的緯度分析耳石成長速率與日輪數, 結果如 (表六、九)。日輪數方面, 發現 T_{MG} 三緯度並無差異, 如前段推測是個體可自行調控的彈性階段, T_{MC} 與 T_{GC} 卻都是日本與臺灣本島無差異且皆大於菲律賓; 耳石成長率方面, G_{MC}、G_{MG} 與 G_{GC} 更是一致的顯示日本與臺灣本島無差異且皆小於菲律賓, 根據上述資料可歸納, 菲律賓族群比起日本與臺灣具有



較少的日輪數及較快的成長速率。

Han (2011) 在探討溫度對日本鰻玻璃鰻發育影響的實驗中發現，低溫的實驗組在飼養一段時間後仍停留在初期的色素發育階段；Umezawa and Tsukamoto (1991) 及 Fukuda et al. (2009) 同樣在人工環境下飼養日本鰻玻璃鰻，發現耳石在 5 到 10 °C 的實驗組下停止生長，且耳石生長速率和水溫成正相關；其他魚種亦有發現較高水溫具有較高的耳石生長速率，如大鱗鈎吻鮭 (*Oncorhynchus tshawytscha*; Neilson and Geen, 1982, 1985)、北極紅點鮭 (*Salvelinus alpinus*; Radtke and Fey, 1996) 與腹肢鮠 (*Etropus crossotus*; Reichert et al., 2000) 等。許多研究指出耳石成長率和魚體代謝速率有密切的相關 (Mosegaard et al., 1988; Wright, 1991; Huuskonen and Karjalainen, 1998; Yamamoto et al., 1998)，較高的水溫可能讓魚體有較高的代謝速率，進而影響到耳石的成長速率。

從 Global Sea Temperature (<http://www.seatemperature.org/>) 網站取得各緯度的月平均海水表面溫度 (SST)，將小鰭鰭尾鯻狹首幼生可能漂送月份 (5 – 12 月) 的 SST 整理成 (附錄四)。發現菲律賓之 SST 在不同月份間並無明顯波動，皆維持在 28 – 30 °C 間，但日本及臺灣的 SST 在不同月份間即有明顯的波動，呈現夏季較高，春季及秋季較低的現象，在 5 月時日本與菲律賓的 SST 可達到最大差值 4.8 °C，隨著月份差距慢慢減少，到 7、8 月時三緯度無明顯差異，9 月開始日本及臺灣 SST 開始下降，在 12 月時日本和菲律賓相差 4.4 °C；日本和臺灣夏季 SST 無明顯差異，春秋季時最大差值可達 3.1 °C，顯示在小鰭鰭尾鯻生殖季節以及可能的狹首幼生漂浮期間內三緯度的 SST 確實有差異，菲律賓最高，臺灣次之並稍高於日本。從每三輪平均輪寬的變化時序圖 (圖十四到十六) 可發現到，無論以多少輪數作為區間，結果都一致顯示菲律賓的耳石輪寬最寬，臺灣次之，日本最窄，與 SST 資料相符，證明溫度確實會影響小鰭鰭尾鯻幼生的成長速率，在日輪數方面也可發現隨緯度變高有增加的趨勢 (圖十二)，推測較高的水溫使小鰭鰭尾鯻幼生有較快的成長速率，可在較短的時間內成長至最小變態體型，進而使 PLD 的長度縮短。至於為何




日本及臺灣樣本的日輪數及成長速率在統計檢定下沒有差異，推測是因為日本樣點石垣島 (IG) 的緯度與臺灣過於相近，以致差異不到顯著水準，若未來增加更高緯度的樣本 (如日本九州)，或許可以達到更顯著的差異。

4.3.3 臺灣地區小鰭鰭尾鯧幼生漂送機制


為探討臺灣小鰭鰭尾鯧幼生漂送的機制，將樣本數超過 30 尾的族群另外挑選出來，分別為石梯坪 (ST) 36 尾、基翬 (JH) 31 尾及黃金海岸 (GC) 31 尾，另外加上巴迪安 (BD) 39 尾作為參照組，各族群的耳石日輪數經統計檢定後皆為常態分布，應有足夠的能力代表母族群真實的情況，日輪數及耳石成長率如 (表七、十)。日輪數的部分，黃金海岸 (GC) 之 T_{MC} 大於石梯坪 (ST)，基翬 (JH) 和兩者間沒有差異，臺灣族群皆大於巴迪安 (BD)； T_{MG} 各族群沒有顯著差異； T_{GC} 為黃金海岸 (GC) 57.6 ± 9.7 天最高，石梯坪 (ST) 與基翬 (JH) 沒有顯著差異 (51.8 ± 7.2 與 51.7 ± 7.9 天)，臺灣族群皆大於巴迪安 (BD)。耳石成長率部分， G_{MC} 與 G_{MG} 在統計上雖然都達到顯著水準，但族群間並看不出明顯趨勢； G_{GC} 的結果則是臺灣族群間沒有差異，但都大於巴迪安 (BD)。根據上述資料可歸納，臺灣西南側族群的日輪數有大於東側族群的趨勢，但成長速率沒有差異。先前證明了溫度會影響小鰭鰭尾鯧幼生的成長速率，但相同緯度的臺灣各樣點間的水溫差異並不大，這點可從臺灣各族群間耳石成長速率沒有差異再次印證，顯示應有其他因素使西南側族群的日輪數大於東側族群。

推測可能主要是因洋流系統的差異造成漂浮期長短的不同。根據戴等 (2014) 的描述，臺灣東側的洋流較為穩定，終年皆有源自於北赤道洋流、由南向北的黑潮流經，黑潮的流速相當快，流軸中心的最大流速可達每秒 100 – 150 cm，除了冬季黑潮流軸路徑較貼近臺灣東岸、夏季較遠離外，季節間的流量變化並不明顯。西南側海域的的洋流較為複雜，會受到南海季風流、黑潮源流入侵南海、呂宋島北方冷渦與南海東北部暖渦環流等影響，但總體來說，臺灣西南海域有一水平直



徑約 100 – 200 km 的順鐘向環流 (附錄五)，從圖中可發現此處的流場強度較弱，順鐘環流在接觸到臺灣本島後，大約在高雄附近會轉為東南向，沿著臺灣西南側海岸移動，最後繞過臺灣最南端匯入黑潮主流。當狹首幼生隨著黑潮漂送到臺灣東部時，若已累積了足夠的能量 (達最小變態體長) 便可馬上進行變態沉降，成長較慢或變態較晚的個體則被黑潮繼續向日本帶送，不易於臺灣東側沉降，造成臺灣東側族群的日輪數較少的現象。臺灣西南側的族群，無論狹首幼生的來源為黑潮或南海，都會進入上述的順鐘環流，幼生會先遠離臺灣沿岸，繞了一圈後才靠近近岸地區，推測幼生在感知到沿岸環境訊號前會延長狹首幼生的漂浮期，確保幼生不會在大洋中進行變態而死亡，過去已有研究報告指出，珊瑚礁魚類幼生若沒偵測到適合的沉降環境，有能力可以適度的延遲變態開始的時間 (Victor, 1986; McCormick, 1999)，因此臺灣西南側的族群有日輪數較多的現象。將臺灣東側兩族群石梯坪 (ST) 與基翬 (JH) 合併、臺灣西南側兩族群黃金海岸 (GC) 及萬里桐 (KT) 合併，繪製日輪數分布百分比長條圖 (圖十三)，可發現兩明顯錯開的波峰，西南側族群日輪數多的個體佔了較高的比例，亦支持上述推論。值得一提的是，日本石垣島 (IG) 族群的棲地雖然也位在黑潮流經的範圍，但日輪數卻比臺灣東側的兩族群來得高 (54.6 ± 7.7 天)，由較低的耳石成長率 (表八、表九) 可推測因緯度較高、水溫較低導致較慢的成長速率，幼生需要花較長的時間才能成長至最小變態體長，與先前的論述相符。除了洋流影響幼生漂送期外，族群自我補充 (self-recruitment) 的可能性亦無法排除，臺灣東側兩個族群所棲息的环境地形相較於西南側顯得更為封閉，可能使得較高比例的幼生在孵化後保留在原棲地，只要成長到最小變態體長即可馬上沉降，使得這兩個族群的日輪數較少。分生數據顯示各族群間基因交流順暢，推測在臺灣西南側孵化的幼生應可乘著順鐘環流，由臺灣南端匯入黑潮並和東側族群交流。

先前提到小琉球 (LQ) 族群和其他族群間有低度的分化存在，假設此結果並非採樣誤差所造成，或許從洋流的變化可以得到一些合理的解釋。汪 (2015) 以高



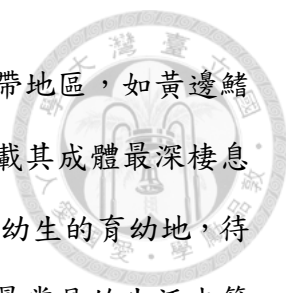
頻雷達觀測臺灣西南海域冬季表面流的路徑，發現雖然主要的海流流向為前段所述的順鐘環流，但會隨著季風影響的強弱造成許多不同的事件，這些事件都會使海流方向大幅度的改變，有時在沿岸地區甚至形成由南向北的流向。小琉球是小鰭鰭尾鯻在臺灣西南側分布的最北界，推測或許是因為此地區複雜的海象，導致小琉球孵化的幼生不易向外擴散，或是有其他特殊的族群補充管道（耳石日輪數分布非常廣且極大值出現於此，46–98 天），使小琉球的小鰭鰭尾鯻族群產生些微遺傳分化，但大部分情況還是能夠藉由狹首幼生與其他組群產生交流，由高的基因流傳值便能說明，未來若能增加小琉球的樣本數分析，應能得到更明確的答案。至於為什麼同樣位於臺灣西南側的黃金海岸 (GC) 與萬里桐 (KT) 族群卻沒有產生遺傳分化，推測是因為這兩個族群位在靠近臺灣最南端的地理位置，相較於小琉球更容易受到黑潮所影響，進而與其他族群產生交流。

總結上述，臺灣地區的小鰭鰭尾鯻可能受到洋流系統、棲地環境的差異，或兩者交互影響下，使得西南側族群的 PLD 較東側族群長，小琉球則是較特殊的案例，可能和地理位置與周遭洋流變化的特殊性有關。

4.4 鯻科魚類的保育

陳 (1997) 調查了臺灣周圍海域不同地點的鯻類相組成，發現基隆、南方澳、澳底及澎湖的鯻類相較為相似，蘭嶼、貓鼻頭與小琉球鯻類相組成另一分支，前四者採樣點剛好位於陸棚區域，而後三者則屬於黑潮及其支流的體系；陳 (1996) 利用 12S rRNA 序列探討臺灣天竺鯛科魚類 (Apogonidae) 的類緣關係時，亦發現了非常相似的分布模式，顯示臺灣擁有多元的生態系統與魚類相。

本研究以小鰭鰭尾鯻作為代表物種研究鯻類幼生的成長與漂送機制，雖然臺灣陸棚系統與黑潮系統的鯻類漂送路徑可能有所不同，但鯻類幼生成長與感知環境因子變態沉降的機制應是類似的。臺灣周圍海域地形多變，使鯻類在深度分布上非常廣泛，從 0 m 的潮池到 300 m 的深海都有分布，儘管如此，鯻類幼生在早



期生活史階段所利用的棲地很有可能是屬於沿岸的淺海或潮間帶地區，如黃邊鰭裸胸鯔的幼魚就經常在潮池被發現，但根據臺灣魚類資料庫記載其成體最深棲息深度可達 150 m，暗示其利用生產力高的潮間帶及淺海地區作為幼生的育幼地，待成長到一定體型後再往較深處的棲地遷徙，這是產浮性卵魚類最常見的生活史策略，如鼠尾鱈科 (Macrouridae)、青眼魚科 (Chlorophthalmidae) 及笛鯛科 (Lutjanidae) 等皆是如此 (隋, 2015)。

本研究在採樣時觀察到，有許多棲地的鯔類豐度已減少許多，如田 (2004) 在小琉球採集到 58 尾小鰭鰭尾鯔，並認為該地的族群結構是較完整的，但本研究於生殖季時兩次前往小琉球採集，卻只收集到 12 尾樣本，顯示當地小鰭鰭尾鯔的族群數量已不如從前，可能與近年來觀光盛行大批遊客湧入小琉球的潮間帶，遠超過了環境所能負荷的程度，使生物多樣性與豐度降低所致。分生數據顯示每個小鰭鰭尾鯔族群都擁有大量獨特的單倍型，每個族群在維持基因多型性上都有保育的價值，且對於在地產卵型的鯔類來說，任何一個棲地可能都是族群間交流的重要橋梁，皆具有保育的價值。若棲息在不同深度的鯔類於幼生階段時皆會先沉降到沿岸淺海區域，本研究所探討的潮間帶物種小鰭鰭尾鯔，其幼生發育、沉降策略與族群遺傳結構應能適用於大部分鯔類，提供未來鯔類保育及相關研究上的參考資訊。

伍、結論




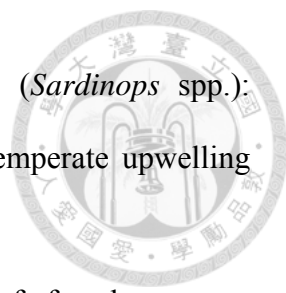
- 一、本研究探討並定義了小鰭鰭尾鯨耳石微細結構可能代表的生物意義：耳石輪寬由最窄處開始變寬代表變態的記號 (MC)，開始變態後的狹首幼生會再持續生長一小段時間 (WIZ)，當體長開始縮減時產生 GC 記號，隨後耳石輪寬大幅增加甚至模糊 (DZ)，並伴隨著 Sr / Ca 的急遽下降。並認為以 T_{GC} 作為 PLD 的指標具有一定的代表性，可做為將來鯨類耳石微細結構與微化學研究的參考依據。
- 二、小鰭鰭尾鯨由年齡成長方程式顯示為成長快速、性成熟早的物種，加上彈性空間大的 PLD (33 – 98 天)，有利於幼魚期擴散到多變的棲地環境。
- 三、東亞島弧地區的小鰭鰭尾鯨呈現基因同質性 (genetic homogeneity)，推測是靠著長的 PLD 擴散使族群間基因交流順暢，但似乎伴隨著某些族群具些微的遺傳分化 (LQ)，推測可能是採樣誤差、地理位置與洋流的特殊性或不同的族群補充管道所造成。
- 四、雖然各族群顯示基因同質性，但狹首幼生的成長與漂送確實會受到各地環境因子影響而有所不同，本研究發現較高的水溫使小鰭鰭尾鯨幼生具較快的成長速率並且能夠縮短 PLD；不同的環境因子如洋流系統與棲地環境皆是可能影響小鰭鰭尾鯨 PLD 的因素，本研究亦發現小鰭鰭尾鯨在感知到適合棲地前似乎有能力可以延後變態的時間。
- 五、本研究認為小鰭鰭尾鯨幼生的成長與漂送機制應能廣泛應用於鯨科魚類，作為未來鯨類相關研究的參考資訊。
- 六、本研究結合了耳石與分生的數據，能夠客觀且多層面的探討更複雜的生物議題，建議將來的研究亦可同時結合不同方法，以達到最大的研究效益。

陸、參考文獻



- Abrams RW, Abrams MD, Schein MW (1983) Diurnal observations on the behavioural ecology of *Gymnothorax moringa* (Cuvier) and *Muraena miliaris* (Kaup) on a Caribbean coral reef. *Coral Reefs*. 1: 185-192.
- Adachi K, Takagi K, Tanaka E, Yamada S, Kitakado T (2000) Age and growth of alfonso *Beryx splendens* in the waters around the Izu Islands. *Fisheries Science*. 66(2): 232-240.
- Adkison MD (1995) Population differentiation in Pacific salmon: local adaptation, genetic drift, or the environment? *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. 52: 131-145.
- Antunes C, Correia AT (2003) Sagitta microstructure of European conger eel, *Conger conger* (L.), leptocephali compared with leptocephali of the eel, *Anguilla anguilla* (L.). *Archive of Fishery and Marine Research*. 50(3): 227-237.
- Arai T, Limbong D, Tsukamoto K (2000a) Validation of otolith daily increments in the tropical eel *Anguilla celebesensis*. *Canadian Journal of Zoology*. 78(6): 1078-1084.
- Arai T, Otake T, Tsukamoto K (2000b) Timing of metamorphosis and larval segregation of the Atlantic eels *Anguilla rostrata* and *A. anguilla*, as revealed by otolith microstructure and microchemistry. *Marine Biology*. 137(1): 39-45.
- Avise JC, Arnold J, Ball RM, Bermingham E, Lamb T, Neigel JE, Reeb CA, Saunders NC (1987) Intraspecific phylogeography: the mitochondrial DNA bridge between population genetics and systematics. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 18: 489-522.
- Barley SC, Mehta RS, Meeuwig JJ, Meekan MG (2015) To knot or not? Novel feeding behaviours in moray eels. *Marine Biodiversity*. pp. 1-3.

- 
- Bassett D, Montgomery J (2011) Home range use and movement patterns of the yellow moray eel *Gymnothorax prasinus*. *Journal of Fish Biology*. 79(2): 520-525.
- Bast HD, Strehlow B (1990) Length composition and abundance of eel larvae, *Anguilla anguilla* (Anguilliformes: Anguillidae), in the Iberian Basin (northeastern Atlantic) during July–September 1984. *Helgoländer Meeresuntersuchungen*. 44(3-4): 353-361.
- Beamish R, Fournier D (1981) A method for comparing the precision of a set of age determinations. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. 38: 982-983.
- Bermingham E, McCafferty SS, Martin AP (1997) Fish biogeography and molecular clocks: perspectives from the Panamanian isthmus. In: Kocher TD, Stepien CA, editors. *Molecular Systematics of Fishes*. Academic Press, New York, pp. 113-128.
- Bernardi G (2000) Barriers to gene flow in *Embiotoca jacksoni*, a marine fish lacking a pelagic larval stage. *Evolution*. 54: 226-237.
- Bernardi G, Holbrook SJ, Schmitt RJ, Crane NL (2003) Genetic evidence for two distinct clades in a French Polynesian population of the coral reef three-spot damselfish *Dascyllus trimaculatus*. *Marine Biology*. 143(3): 485-490.
- Bonhomme F, Planes S (2000) Some evolutionary arguments about what maintains the pelagic interval in reef fishes. *Environmental Biology of Fishes*. 59(4): 365-383.
- Bowen BW, Bass AL, Muss A, Carlin J, Robertson DR (2006) Phylogeography of two Atlantic squirrelfishes (Family Holocentridae): exploring links between pelagic larval duration and population connectivity. *Marine Biology*. 149(4): 899-913.
- Bowen BW, Bass AL, Rocha LA, Grant WS, Robertson DR (2001) Phylogeography of the trumpetfishes (*Aulostomus*): ring species complex on a global scale. *Evolution*. 55(5): 1029-1039.

- 
- Bowen BW, Grant WS (1997) Phylogeography of the sardines (*Sardinops* spp.): assessing biogeographic models and population histories in temperate upwelling zones. *Evolution*. 51: 1601-1610.
- Bradbury C, Green JM, Lockhart M (1995) Home ranges of female cunner, *Tautoglabrus adspersus* (Labridae), as determined by ultrasonic telemetry. *Canadian Journal of Zoology*. 73: 1268-1279.
- Branstetter S, Stiles R (1987) Age and growth estimates of the bull shark, *Carcharhinus leucas*, from the northern Gulf of Mexico. *Environmental Biology of Fishes*. 20(3): 169-181.
- Brothers EB, Thresher RE (1985) Pelagic duration, dispersal, and the distribution of Indo-Pacific coral reef fishes. *The Ecology of Coral Reefs*. 3(1): 53-69.
- Campana SE (1999) Chemistry and composition of fish otoliths: pathways, mechanisms and applications. *Marine Ecology Progress Series*. 188: 263-297.
- Campana SE (2001) Accuracy, precision and quality control in age determination, including a review of the use and abuse of age validation methods. *Journal of Fish Biology*. 59(2): 197-242.
- Chang SL, Liao IC (2000) Breeding behavior of the grey face moray *Siderea thyrsoides* and the development of pro-larvae. *Journal of Taiwan Fisheries Research*. 8(1-2): 57-63.
- Chen HL, Shen KN, Chang CW, Iizuka Y, Tzeng WN (2008) Effects of water temperature, salinity and feeding regimes on metamorphosis, growth and otolith Sr:Ca ratios of *Megalops cyprinoides* leptocephali. *Aquatic Biology*. 3(1): 41-50.
- Chen HM, Loh KH (2007) *Gymnothorax shaoi*, a new species of moray eel (Anguilliformes: Muraenidae) from southeastern Taiwan. *Journal of Marine Science and Technology*. 15(2): 76-81.

Chen HM, Loh KH, Shao KT (2008) A new species of moray eel, *Gymnothorax taiwanensis* (Anguilliformes: Muraenidae) from eastern Taiwan. The Raffles Bulletin of Zoology. 19: 131-134.

Chen HM, Shao KT (1995) New eel genus, *Cirrimaxilla*, and description of the type species, *Cirrimaxilla formosa* (Pisces: Muraenidae) from southern Taiwan. Bulletin of Marine Science. 57(2): 328-332.

Chen HM, Shao KT, Chen CT (1994) A review of the muraenid eels (Family Muraenidae) from Taiwan with descriptions of twelve new records. Zoological Studies. 33(1): 44-64.

Chen HM, Shao KT, Chen CT (1996) A new moray eel, *Gymnothorax niphostigmus*, (Anguilliformes: Muraenidae) from northern and eastern Taiwan. Zoological Studies. 35(1): 20-24.

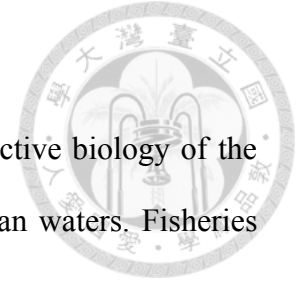
Chen JN, López JA, Lavoué S, Miya M, Chen WJ (2014) Phylogeny of the Elopomorpha (Teleostei): evidence from six nuclear and mitochondrial markers. Molecular Phylogenetics and Evolution. 70: 152-161.

Cieri MD, McCleave JD (2001) Validation of daily otolith increments in glass-phase American eels *Anguilla rostrata* (Lesueur) during estuarine residency. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology. 257(2): 219-227.

Clayton DA (1982) Replication of animal mitochondrial DNA. Cell. 28(4): 693-705.

Correia AT, Able KW, Antunes C, COImbra J (2004) Early life history of the American conger eel (*Conger oceanicus*) as revealed by otolith microstructure and microchemistry of metamorphosing leptocephali. Marine Biology. 145(3): 477-488.

Correia AT, Antunes C, Isidro EJ, COImbra J (2003) Changes in otolith microstructure and microchemistry during larval development of the European conger eel (*Conger*



- conger*). *Marine Biology*. 142(4): 777-789.
- Correia AT, Manso S, COImbra J (2009) Age, growth and reproductive biology of the European conger eel (*Conger conger*) from the Atlantic Iberian waters. *Fisheries Research*. 99(3): 196-202.
- Correia AT, Ramos AA, Barros F, Silva G, Hamer P, Morais P, Cunha RL, Castilho R (2012) Population structure and connectivity of the European conger eel (*Conger conger*) across the north-eastern Atlantic and western Mediterranean: integrating molecular and otolith elemental approaches. *Marine Biology*. 159(7): 1509-1525.
- Craig MT, Eble JA, Bowen BW, Robertson DR (2007) High genetic connectivity across the Indian and Pacific Oceans in the reef fish *Myripristis berndti* (Holocentridae). *Marine Ecology Progress Series*. 334: 245-254.
- D'Ancona U (1931) Uova, larve e stadi[^] giovanili di Teleostei. *Fauna Flora Golfo di Napoli*. 38: 94-156.
- Daemen E, Cross T, Ollevier F, Volckaert F (2001) Analysis of the genetic structure of European eel (*Anguilla anguilla*) using microsatellite DNA and mtDNA markers. *Marine Biology*. 139(4): 755-764.
- Dannewitz J, Maes GE, Johansson L, Wickström H, Volckaert FA, Järvi T (2005) Panmixia in the European eel: a matter of time.... *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*. 272(1568): 1129-1137.
- Donovan S, Pezold F, Chen Y, Lynch B (2012) Phylogeography of *Anguilla marmorata* (Teleostei: Anguilliformes) from the eastern Caroline Islands. *Ichthyological Research*. 59(1): 70-76.
- Excoffier L, Lischer HE (2010) Arlequin suite ver 3.5: a new series of programs to perform population genetics analyses under Linux and Windows. *Molecular Ecology Resources*. 10(3): 564-567.

Excoffier L, Smouse PE, Quattro JM (1992) Analysis of molecular variance inferred from metric distances among DNA haplotypes: application to human mitochondrial DNA restriction data. *Genetics*. 131(2): 479-491.

Fricke H, Tsukamoto K (1998) Seamounts and the mystery of eel spawning. *Naturwissenschaften*. 85(6): 290-291.

Fu YX, Li WH (1993) Statistical tests of neutrality of mutations. *Genetics*. 133(3): 693-709.

Fukuda N, Kuroki M, Shinoda A, Yamada Y, Okamura A, Aoyama J, Tsukamoto K (2009) Influence of water temperature and feeding regime on otolith growth in *Anguilla japonica* glass eels and elvers: does otolith growth cease at low temperatures?. *Journal of Fish Biology*. 74(9): 1915-1933.

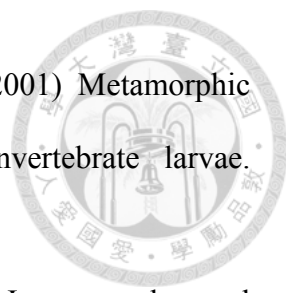
Gledhill DC, Yearsley GK, Rees AJ, Graham AR, Conboy LP, White WT, Pogonoski JJ (2009) Upgrade of national fisheries database to include images and common names of Australian fishes. CSIRO Marine and Atmospheric Research. 65 pp.

Golani D, Bogorodsky SV (2010) The fishes of the Red Sea—reappraisal and updated checklist. *Zootaxa*. 2463: 1-135.

Gong XL, Ren SJ, Cui ZK, Yue LJ (2014) Genetic evidence for panmixia of Japanese eel (*Anguilla japonica*) populations in China. *Genetics and Molecular Research*. 13(1): 768-781.

Grant WAS, Bowen BW (1998) Shallow population histories in deep evolutionary lineages of marine fishes: insights from sardines and anchovies and lessons for conservation. *Journal of Heredity*. 89(5): 415-426.

Gyllensten U (1985) The genetic structure of fish: differences in the intraspecific distribution of biochemical genetic variation between marine, anadromous and freshwater species. *Journal of Fish Biology*. 26: 691-699.

- 
- Hadfield MG, Carpizo-Ituarte EJ, del Carmen K, Nedved BT (2001) Metamorphic competence, a major adaptive convergence in marine invertebrate larvae. *American Zoologist*. 41(5): 1123-1131.
- Han YS (2011) Temperature-dependent recruitment delay of the Japanese glass eel *Anguilla japonica* in East Asia. *Marine Biology*. 158(10): 2349-2358.
- Harpending HC (1994) Signature of ancient population growth in a low-resolution mitochondrial DNA mismatch distribution. *Human Biology*. 66: 591-600.
- Hauser L, Adcock GJ, Smith PJ, Ramirez JHB, Carvalho GR (2002) Loss of microsatellite diversity and low effective population size in an overexploited population of New Zealand snapper (*Pagrus auratus*). *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 99(18): 11742-11747.
- Ho HC, McCosker JE, Smith DG, Shao KT (2015) Introduction to the systematics and biodiversity of eels (orders Anguilliformes and Saccopharyngiformes) of Taiwan. *Zootaxa*. 4060 (1): 5-18.
- Hourigan TF, Reese ES (1987) Mid-ocean isolation and the evolution of Hawaiian reef fishes. *Trends in Ecology & Evolution*. 2(7): 187-191.
- Hudson RR, Slatkin M, Maddison WP (1992) Estimation of levels of gene flow from DNA sequence data. *Genetics*. 132(2): 583-589.
- Hulet WH, Robins CR (1989) The evolutionary significance of the leptocephalus larva. *Fishes of the Western North Atlantic*. 9(2): 669-677.
- Huskonen H, Karjalainen J (1998) A preliminary study on the relationships between otolith increment width, metabolic rate and growth in juvenile whitefish (*Coregonus lavaretus* L.). *Archiv für Hydrobiologie*. 142: 371-383.
- Irisson JO, LeVan A, De Lara M, Planes S (2004) Strategies and trajectories of coral reef fish larvae optimizing self-recruitment. *Journal of Theoretical Biology*. 227(2):

205-218.

Ishikawa S, Aoyama J, Tsukamoto K, Nishida M (2001) Population structure of the Japanese eel *Anguilla japonica* as examined by mitochondrial DNA sequencing. *Fisheries Science*. 67(2): 246-253.

Jones GP, Planes S, Thorrold SR (2005) Coral reef fish larvae settle close to home. *Current Biology*. 15: 1314-1318.

Kimura M (1980) A simple method for estimating evolutionary rates of base substitutions through comparative studies of nucleotide sequences. *Journal of Molecular Evolution*. 16(2): 111-120.

Kimura M (1983) Rare variant alleles in the light of the neutral theory. *Molecular Biology and Evolution*. 1(1): 84-93.

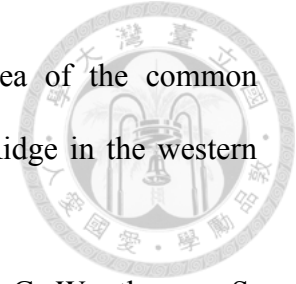
Kimura Y, Ishikawa S, Tokai T, Nishida M, Tsukamoto K (2004) Early life history characteristics and genetic homogeneity of *Conger myriaster* leptocephali along the east coast of central Japan. *Fisheries Research*. 70(1): 61-69.

Kimura Y, Miller MJ, Minagawa G, Watanabe S, Shinoda A, Aoyama J, Tsukamoto K (2006) Evidence of a local spawning site of marine eels along northeastern Japan, based on the distribution of small leptocephali. *Fisheries Oceanography*. 15: 183-190.

Kitanishi S, Hamaguchi M, Watari S, Okazaki T, Ueta Y, Ishitani M (2013) Genetic structure of daggertooth pike-conger *Muraenesox cinereus* in regions of western Japan and Korea based on mitochondrial DNA analyses. *Nippon Suisan Gakkaishi*. 79(5): 869-871.

Kleckner RC, McCleave JD (1985) Spatial and temporal distribution of American eel larvae in relation to North Atlantic Ocean current systems. *Dana*. 4: 67-92.

Kurogi H, Mochioka N, Okazaki M, Takahashi M, Miller MJ, Tsukamoto K, Ambe D,



- Katayama S, Chow S (2012) Discovery of a spawning area of the common Japanese conger *Conger myriaster* along the Kyushu-Palau Ridge in the western North Pacific. *Fisheries Science*. 78: 525-532.
- Kuroki M, Aoyama J, Miller MJ, Arai T, Sugeha HY, Minagawa G, Wouthuyzen S, Tsukamoto K (2005) Correspondence between otolith microstructural changes and early life history events in *Anguilla marmorata* leptocephali and glass eels. *Coastal Marine Science*. 29(2): 154-161.
- Kuroki M, Aoyama J, Miller MJ, Watanabe S, Shinoda A, Jellyman DJ, Tsukamoto K (2009) Distribution and early life-history characteristics of anguillid leptocephali in the western South Pacific. *Marine and Freshwater Research*. 59(12): 1035-1047.
- Kuroki M, Aoyama J, Miller MJ, Wouthuyzen S, Arai T, Tsukamoto K (2006) Contrasting patterns of growth and migration of tropical anguillid leptocephali in the western Pacific and Indonesian Seas. *Marine Ecology Progress Series*. 309: 233-246.
- Kuroki M, Aoyama J, Miller MJ, Yoshinaga T, Shinoda A, Hagihara S, Tsukamoto K (2009) Sympatric spawning of *Anguilla marmorata* and *Anguilla japonica* in the western North Pacific Ocean. *Journal of Fish Biology*. 74(9): 1853-1865.
- Lee TW, Byun JS (1996) Microstructural growth in otoliths of conger eel (*Conger myriaster*) leptocephali during the metamorphic stage. *Marine Biology*. 125(2): 259-268.
- Lee TW, Miller MJ, Hwang HB, Wouthuyzen S, Tsukamoto K (2008) Distribution and early life history of *Kaupichthys* leptocephali (family Chlopsidae) in the central Indonesian Seas. *Marine Biology*. 153(3): 285-295.
- Leiby MM (1989) Family Ophichthidae: Leptocephali. *Fishes of the Western North Atlantic*. 2: 764-897.

Li H, Lin H, Li J, Ding S (2014) Phylogeography of the Chinese Beard Eel, *Cirrhimuraena chinensis* Kaup, Inferred from Mitochondrial DNA: A Range Expansion after the Last Glacial Maximum. *International Journal of Molecular Sciences*. 15(8): 13564-13577.

Liao IC, Kuo CL, Tzeng WN, Hwang ST, Wu CL, Wang CH, Wang YT (1996) The first time of leptocephali of Japanese eel *Anguilla japonica* collected by Taiwanese researchers. *J Taiwan Fish Res*. 4(2):107-116.

Librado P, Rozas J (2009) DnaSP v5: a software for comprehensive analysis of DNA polymorphism data. *Bioinformatics*. 25(11): 1451-1452.

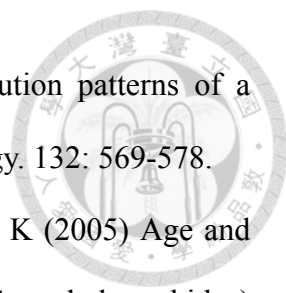
Lin YJ, Tzeng WN (2009) Validation of annulus in otolith and estimation of growth rate for Japanese eel *Anguilla japonica* in tropical southern Taiwan. *Environmental Biology of Fishes*. 84(1): 79-87.


Ling YJ, Iizuka Y, Tzeng WN (2005) Decreased Sr/Ca ratios in the otoliths of two marine eels, *Gymnothorax reticularis* and *Muraenesox cinereus*, during metamorphosis. *Marine Ecology Progress Series*. 304: 201-206.

Loh KH, Shao KT, Chen HM (2011) *Gymnothorax melanosomatus*, a new moray eel (Teleostei: Anguilliformes: Muraenidae) from southeastern Taiwan. *Zootaxa*. 3134: 43-52.

Loh KH, Shao KT, Chong VC, Chen HM (2013) Additions to the Taiwan eel fauna with five newly recorded species of moray eels (Anguilliformes: Muraenidae), and redescription of a rare species *Gymnothorax sagmacephalus*. *Journal of Marine Science and Technology*. 20(2): 210-215.

Lowe CG, Topping DT, Cartamil DP, Papastamatiou YP (2003) Movement patterns, home range, and habitat utilization of adult kelp bass *Paralabrax clathratus* in a temperate no-take marine reserve. *Marine Ecology Progress Series*. 256: 205-216.

- 
- Lowry MB, Suthers IM (1998) Home range, activity and distribution patterns of a temperate rocky-reef fish, *Cheilodactylus fuscus*. *Marine Biology*. 132: 569-578.
- Ma T, Miller MJ, Shinoda A, Minagawa G, Aoyama J, Tsukamoto K (2005) Age and growth of *Saurenchelys* (Nettastomatidae) and *Dysomma* (Synaphobranchidae) leptocephali in the East China Sea. *Journal of Fish Biology*. 67(6): 1619-1630.
- Martin MH (1995) Validation of daily growth increments in otoliths of *Anguilla rostrata* (Lesueur) eelers. *Canadian Journal of Zoology*. 73(1): 208-211.
- Marui M, Arai T, Miller MJ, Jellyman DJ, Tsukamoto K (2001) Comparison of early life history between New Zealand temperate eels and Pacific tropical eels revealed by otolith microstructure and microchemistry. *Marine Ecology Progress Series*. 213: 273-284.
- Maruyama T, Nei M (1981) Genetic variability maintained by mutation and overdominant selection in finite populations. *Genetics*. 98(2): 441-459.
- Matić-Skoko S, Tutman P, Petrić M, Skaramuca D, Đikić D, Lisičić D, Skaramuca B (2011) Mediterranean moray eel, *Muraena helena* (Pisces: Muraenidae): Biological indices for life history. *Aquatic biology*. 13(3): 275-284.
- Matthews KR (1990) A telemetric study of the home ranges and homing routes of copper and quillback rockfishes on shallow rocky reefs. *Canadian Journal of Zoology*. 68: 2243-2250.
- McCleave JD, Miller MJ (1994) Spawning of *Conger oceanicus* and *Conger triporiceps* (Congridae) in the Sargasso Sea and subsequent distribution of leptocephali. *Environmental Biology of Fishes*. 39(4): 339-355.
- McCormick MI (1999) Delayed metamorphosis of a tropical reef fish (*Acanthurus triostegus*): a field experiment. *Marine Ecology Progress Series*. 176: 25-38.
- McCosker JE, Hatooka K, Sasaki K, Moyer JT (1984) Japanese moray eels of the genus

- 
- Uropterygius*. Japanese Journal of Ichthyology. 31(3): 261-267.
- Mehta RS, Wainwright PC (2007) Biting releases constraints on moray eel feeding kinematics. Journal of Experimental Biology. 210(3): 495-504.
- Miller MJ (2009) Ecology of anguilliform leptocephali: remarkable transparent fish larvae of the ocean surface layer. Aqua-BioSci. Monogr. 2(4): 1-94.
- Minegishi Y, Aoyama J, Tsukamoto K (2008) Multiple population structure of the giant mottled eel, *Anguilla marmorata*. Molecular Ecology. 17(13): 3109-3122.
- Miralles L, Lee LS, Borrell Y, Garcia-Vazquez E (2016) Population genetic structure of the European conger (*Conger conger*) in North East Atlantic and West Mediterranean Sea. Fisheries Research. 174: 245-249.
- Mosegaard H, Svedang H, Taberman K (1988) Uncoupling of somatic and otolith growth rates in Arctic char (*Salvelinus alpinus*) as an effect of differences in temperature response. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences. 45: 1514-1524.
- Motomura H, Kuriwa K, Katayama E, Senou H, Ogihara G, Meguro M, Matsunuma M, Takata Y, Yoshida T, Yamashita M, Kimura S, Endo H, Murase A, Iwatsuki Y, Sakurai Y, Harazaki S, Hidaka K, Izumi H, Matsuura K (2010) Annotated checklist of marine and estuarine fishes of Yaku-shima Island, Kagoshima, southern Japan. Fishes of Yaku-shima Island—A World Heritage island in the Osumi Group, Kagoshima Prefecture, southern Japan. National Museum of Nature and Science. Tokyo. pp. 65-247.
- Moyer JT, Zaiser MJ (1982) Reproductive behavior of moray eels at Miyake-jima, Japan. Japanese Journal of Ichthyology. 28(4): 466-468.
- Myers RF, Donaldson TJ (2003) The fishes of the Mariana Islands. Micronesica. 35(36): 594-648.

Nakabo T (Ed.) (2002) Fishes of Japan: with pictorial keys to the species (Vol. 1). Tokai University Press, 1749 pp.

Nei M (1987) Molecular Evolutionary Genetics. Columbia university press, New York, 512 pp.

Neilson JD, Geen GH (1982) Otoliths of Chinook salmon (*Oncorhynchus tshawytscha*) – daily growth increments and factors influencing their production. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences. 39: 1340-1347.

Neilson JD, Geen GH (1985) Effects of feeding regimes and diel temperature cycles on otolith increment formation in juvenile Chinook salmon, *Oncorhynchus tshawytscha*. Fishery Bulletin. 83: 91-101.

Nelson JS (1994) Fishes of the world. (Third Edition) New York: John Wiley & Sons, 600 pp.

O'Sullivan S, Moriarty C, FitzGerald RD, Davenport J, Mulcahy MF (2003) Age, growth and reproductive status of the European conger eel, *Conger conger* (L.) in Irish coastal waters. Fisheries Research. 64(1): 55-69.

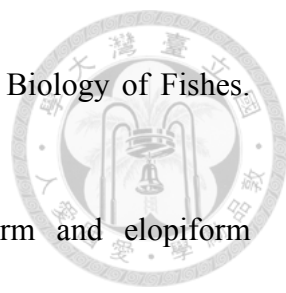
Otake T, Ishii T, Nakahara M, Nakamura R (1997) Changes in otolith strontium: calcium ratios in metamorphosing *Conger myrisaster* leptocephali. Marine Biology. 128(4): 565-572.

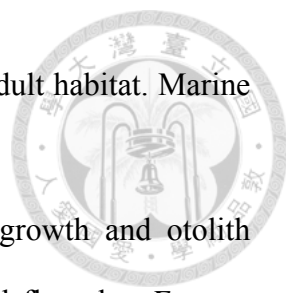
Palumbi SR (1994) Genetic divergence, reproductive isolation, and marine speciation. Annual Review of Ecology and Systematics. 25: 547-572.

Pannella G (1971) Fish otoliths: daily growth layers and periodical patterns. Science. 173(4002): 1124-1127.

Pereira MAM (2000) Preliminary checklist of reef-associated fishes of Mozambique. Maputo, Ministry for the Coordination of Environmental Affairs (MICOA). 21 pp.

Pfeiler E (1986) Towards an explanation of the developmental strategy in

- 
- leptocephalous larvae of marine teleost fishes. *Environmental Biology of Fishes*. 15(1): 3-13.
- Pfeiler E (1991) Glycosaminoglycan composition of anguilliform and elopiform leptocephali. *Journal of Fish Biology*. 38(4): 533-540.
- Pfeiler E, Lindley V (1989) Chloride-type cells in the skin of the metamorphosing bonefish (*Albula* sp.) leptocephalus. *Journal of Experimental Zoology*. 250(1): 11-16.
- Pfeiler E, Toyoda H, Williams MD, Nieman RA (2002) Identification, structural analysis and function of hyaluronan in developing fish larvae (leptocephali). *Comparative Biochemistry and Physiology Part B: Biochemistry and Molecular Biology*. 132(2): 443-451.
- Preininger D, Halbauer R, Bartsch V, Weissenbacher A (2015) First observations of fertilized eggs and preleptocephalus larvae of *Rhinomuraena quaesita* in the Vienna Zoo. *Zoo Biology*. 34(1): 85-88.
- Radtke R, Fey DP (1996) Environmental effects on primary increment formation in the otoliths of newly-hatched Arctic charr. *Journal of Fish Biology*. 48: 1238-1255.
- Ramos-Onsins SE, Rozas J (2002) Statistical properties of new neutrality tests against population growth. *Molecular Biology and Evolution*. 19(12): 2092-2100.
- Randall JE (1998) Zoogeography of shore fishes of the Indo-Pacific region. *Zoological Studies*. 37: 227-268.
- Reece JS, Bowen BW, Joshi K, Goz V, Larson A (2010) Phylogeography of two moray eels indicates high dispersal throughout the Indo-Pacific. *Journal of Heredity*. 102: 1-12.
- Reece JS, Bowen BW, Smith DG, Larson A (2011) Comparative phylogeography of four Indo-Pacific moray eel species (Muraenidae) reveals comparable ocean-wide

- 
- genetic connectivity despite five-fold differences in available adult habitat. *Marine Ecology Progress Series*. 437: 269-277.
- Reichert MJM, Dean JM, Feller RJ, Grego JM (2000) Somatic growth and otolith growth in juveniles of a small subtropical flatfish, the fringed flounder, *Etropus crossotus*. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 254: 169-188.
- Robertson DR (2001) Population maintenance among tropical reef fishes: inferences from small-island endemics. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 98(10): 5667-5670.
- Robertson DR, Grove JS, McCosker JE (2004) Tropical transpacific shore fishes. *Pacific Science*. 58(4): 507-565.
- Rocha LA, Bass AL, Robertson DR, Bowen BW (2002) Adult habitat preferences, larval dispersal, and the comparative phylogeography of three Atlantic surgeonfishes (Teleostei: Acanthuridae). *Molecular Ecology*. 11(2): 243-251.
- Rogers AR, Harpending H (1992) Population growth makes waves in the distribution of pairwise genetic differences. *Molecular Biology and Evolution*. 9(3): 552-569.
- Saitou N, Nei M (1987) The neighbor-joining method: a new method for reconstructing phylogenetic trees. *Molecular biology and evolution*. 4(4): 406-425.
- Sato A, Takezaki N, Tichy H, Figueroa F, Mayer WE, Klein J (2003) Origin and speciation of haplochromine fishes in East African crater lakes investigated by the analysis of their mtDNA, *Mhc* genes, and SINEs. *Molecular Biology and Evolution*. 20(9): 1448-1462.
- Shen KN, Tzeng WN (2007) Population genetic structure of the year-round spawning tropical eel, *Anguilla reinhardtii*, in Australia. *Zoological Studies*. 46: 441-453.
- Shiao JC, Hwang PP (2004) Thyroid hormones are necessary for teleostean otolith growth. *Marine Ecology Progress Series*. 278: 271-278.

Shinoda A, Tanaka H, Kagawa H, Ohta H, Tsukamoto K (2004) Otolith microstructural analysis of reared larvae of the Japanese eel *Anguilla japonica*. *Fisheries Science*. 70(2): 339-341.

Simonsen KL, Churchill GA, Aquadro CF (1995) Properties of statistical tests of neutrality for DNA polymorphism data. *Genetics*. 141(1): 413-429.

Slatkin M (1987) Gene flow and the geographic structure of natural populations. *Science*. 236(4803): 787-792.

Song CB, Near TJ, Page LM (1998) Phylogenetic relations among percid fishes as inferred from mitochondrial cytochrome *b* DNA sequence data. *Molecular Phylogenetics and Evolution*. 10: 343-353.

Sugeha HY, Shinoda A, Marui M, Arai T, Tsukamoto K (2001) Validation of otolith daily increments in the tropical eel *Anguilla marmorata*. *Marine Ecology Progress Series*. 220: 291-294.

Taberlet P, Meyer A, Bouvet J (1992) Unusually large mitochondrial variation in populations of the blue tit, *Parus caeruleus*. *Molecular Ecology*. 1: 27-36.

Tamura K, Stecher G, Peterson D, Filipski A, Kumar S (2013) MEGA6: molecular evolutionary genetics analysis version 6.0. *Molecular biology and evolution*. 30(12): 2725-2729.

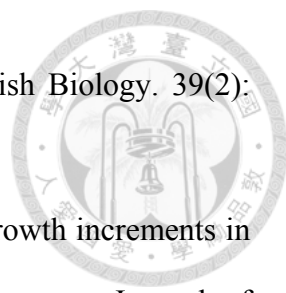
Tanaka H, Kagawa H, Ohta H (2001) Production of leptocephali of Japanese eel (*Anguilla japonica*) in captivity. *Aquaculture*. 201(1): 51-60.

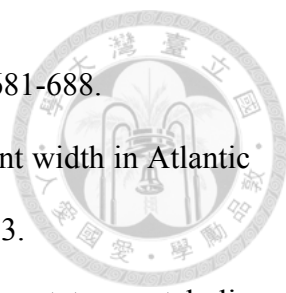
Tawa A, Aoyama J, Yoshimura T, Wouthuyzen S, Mochioka N (2014) Leptocephalus larvae of two moray eels (Anguilliformes; Muraenidae), *Gymnothorax sagmacephalus* and *Gymnothorax albimarginatus*, identified from morphometric and genetic evidence. *Ichthyological Research*. 61(1): 32-41.

Tawa A, Kobayakawa M, Yoshimura T, Mochioka N (2012) Identification of



- leptocephalus larvae of the tiger moray *Scuticaria tigrina* (Anguilliformes; Muraenidae) based on morphometric and genetic evidence. *Ichthyological Research*. 59(4): 378-383.
- Taylor EB (1991) A review of local adaptations in Salmonidae, with particular reference to Pacific and Atlantic salmon. *Aquaculture*. 98: 185-207.
- Taylor MS, Hellberg ME (2003) Genetic evidence for local retention of pelagic larvae in a Caribbean reef fish. *Science*. 299:107-109.
- Taylor MS, Hellberg ME (2005) Marine radiations at small geographic scales: speciation in neotropical reef gobies (*Elacatinus*). *Evolution*. 59: 374-385.
- Teacher AGF, Griffiths DJ (2011) HapStar: automated haplotype network layout and visualization. *Molecular Ecology Resources*. 11(1): 151-153.
- Tesch FW (1980) Occurrence of eel *Anguilla anguilla* larvae west of the European continental shelf, 1971–1977. *Environmental Biology of Fishes*. 5(3): 185-190.
- Thacker CE, Thompson AR, Roje DM, Shaw EY (2008) New expansions in old clades: population genetics and phylogeny of *Gnatholepis* species (Teleostei: Gobioidae) in the Pacific. *Marine Biology*. 153(3): 375-385.
- Tseng MC, Tzeng WN, Lee SC (2006) Population genetic structure of the Japanese eel *Anguilla japonica* in the northwest Pacific Ocean: evidence of non-panmictic populations. *Marine Ecology Progress Series*. 308: 221-230.
- Tsukamoto K (1989) Otolith daily increments in the Japanese eel. *Nippon Suisan Gakkaishi*. 55: 1017-1021.
- Tzeng WN, Tsai YC (1994) Changes in otolith microchemistry of the Japanese eel, *Anguilla japonica*, during its migration from the ocean to the rivers of Taiwan. *Journal of Fish Biology*. 45(4): 671-683.
- Umezawa A, Tsukamoto K (1991) Factors influencing otolith increment formation in

- 
- Japanese eel, *Anguilla japonica* T. & S., elvers. *Journal of Fish Biology*. 39(2): 211-223.
- Umezawa A, Tsukamoto K, Tabeta O, Yamakawa H (1989) Daily growth increments in the larval otolith of the Japanese eel, *Anguilla japonica*. *Japanese Journal of Ichthyology*. 35(4): 440-444.
- van Ginneken VJ, Maes GE (2005) The European eel (*Anguilla anguilla*, Linnaeus), its lifecycle, evolution and reproduction: a literature review. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*. 15(4): 367-398.
- Victor BC (1986) Delayed metamorphosis with reduced larval growth in a coral reef fish (*Thalassoma bifasciatum*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. 43(6): 1208-1213.
- Voris HK (2000) Maps of Pleistocene sea levels in Southeast Asia: shorelines, river systems and time durations. *Journal of Biogeography*. 27(5): 1153-1167.
- Waples RS (1998) Separating the wheat from the chaff: patterns of genetic differentiation in high gene flow species. *Journal of Heredity*. 89: 439-450.
- Ward RD, Woodward M, Skibinski DOF (1994) A comparison of genetic diversity levels in marine, freshwater and anadromous fishes. *Journal of Fish Biology*. 44: 213-232.
- Ward RD, Zemplak TS, Innes BH, Last PR, Hebert PD (2005) DNA barcoding Australia's fish species. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*. 360: 1847-1857.
- Wass RC (1984) An annotated checklist of the fishes of Samoa. US Department of Commerce, National Oceanic and Atmospheric Administration, National Marine Fisheries Service. 43 pp.
- Wirth T, Bernatchez L (2003) Decline of North Atlantic eels: a fatal synergy?

- 
- Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences. 270: 681-688.
- Wright PJ (1991) The influence of metabolic-rate on otolith increment width in Atlantic salmon parr, *Salmo salar* L. Journal of Fish Biology. 38: 929-933.
- Yamamoto T, Ueda H, Higashi S (1998) Correlation among dominance status, metabolic rate and otolith size in masu salmon. Journal of Fish Biology. 52: 281-290.
- Yamano K, Tagawa M, de Jesus EG, Hirano T, Miwa S, Inui Y (1991) Changes in whole body concentrations of thyroid hormones and cortisol in metamorphosing conger eel. Journal of Comparative Physiology B. 161(4): 371-375.
- Young RF, Winn HE (2003) Activity patterns, diet, and shelter site use for two species of Moray Eels, *Gymnothorax moringa* and *Gymnothorax vicinus*, in Belize. Copeia. 2003: 44-55.
- Zhang C, Xiao Z, Xu D (1982) Studies on the metamorphosis of the snake eel *Cirrhimuraena chinensis* Kaup. Acta Zoologica Sinica. 28: 177-182.
- 田詩縈 (2004) 臺灣海域巨頭鰭尾鯨及小鰭鰭尾鯨基礎生態學與生物學之研究。國立臺灣海洋大學水產養殖學系碩士論文，94 頁。
- 朱慧敏 (2010) 臺灣黑唇青斑與黃唇青斑海蛇的食物與活動時期之生態區隔研究。國立臺灣師範大學碩士論文，77 頁。
- 汪威 (2015) 高頻雷達觀測臺灣西南海域冬季表面流路徑。國立臺灣大學海洋研究所碩士論文，86 頁。
- 沈世傑等 (1993) 臺灣魚類誌。國立臺灣大學動物學系，960 頁。
- 張政富 (2009) 臺灣東部海域唇斑裸胸鯨之年齡、成長及生殖生物學研究。國立臺灣海洋大學水產養殖學系碩士論文，97 頁。
- 張春光等 (2010) 中國動物誌-硬骨魚綱鰻鱺目背棘魚目。科學出版社，453 頁。
- 陳正平 (1996) 利用形態及粒線體去氧核糖核酸的 12S rRNA 序列探討天竺鯛科魚類分類與類緣關係。國立臺灣大學海洋研究所博士論文，192 頁。

陳偉仁 (2003) 臺灣周邊海域鯨科魚類多樣性之調查與研究。國立臺灣海洋大學水產養殖學系碩士論文，93 頁。

陳慧倫 (2004) 大眼海鯪 *Megalops cyprinoides* 變態過程中耳石的微細構造與微化學改變之研究。國立臺灣大學動物學研究所碩士論文，62 頁。

陳鴻鳴 (1997) 臺灣海域鯨科魚類之系統分類研究。國立臺灣海洋大學水產養殖學系博士論文，273 頁。

陳鴻鳴、蘇東山、邵廣昭、陳哲聰 (1994) 小鰭鰭尾鯪 *Uropterygius micropterus* (Bleeker, 1852) 的求偶產卵行為及胚胎仔魚之發育情形。臺灣省水產學會論文發表會摘要，第 25 頁。

隋宗達 (2015) 以耳石微細結構與穩定性碳氧同位素組成探討深海底棲性魚類之發育垂直遷徙。國立臺灣大學海洋研究所碩士論文，152 頁。

黃麗雅 (2008) 臺灣東北海域疏條紋裸胸鯨生殖生物學之研究。國立臺灣海洋大學水產養殖學系碩士論文，141 頁。

劉璧寧 (2014) 呂宋鰻的生物地理分布機制之研究。國立臺灣大學漁業科學研究所碩士論文，86 頁。

歐秋屏 (2007) 臺灣東部海域徽身裸胸鯨及白斑裸胸鯨之生殖生物學研究。國立臺灣海洋大學水產養殖學系碩士論文，107 頁。

蕭仁傑 (2002) 以耳石日週輪特性探討淡水鰻 *Anguilla australis*、*A. reinhardtii* 以及 *A. dieffenbachii* 的初期生活史與輸送途徑。國立臺灣大學動物學研究所博士論文，110 頁。

戴昌鳳等 (2014) 臺灣區域海洋學。國立臺灣大學出版中心，456 頁。

簡緯志 (2008) 臺灣東南海域鯨科魚類漁獲多樣性之調查研究。國立臺灣海洋大學水產養殖學系碩士論文，114 頁。

羅嘉豪 (2003) 花斑星斑鯨和密點星斑鯨之生殖研究。國立臺灣海洋大學水產養殖學系碩士論文，80 頁。

羅嘉豪 (2009) 臺灣海域鯨科魚類之分子類緣關係與生殖生物學之研究。國立臺灣

海洋大學水產養殖學系博士論文，181 頁。

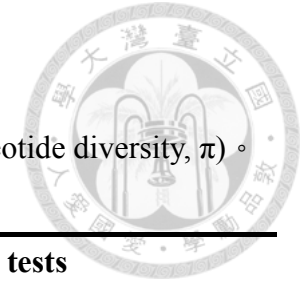




表一、小鰭鰭尾鯿採集資料

採集國家 (Country)、採集地點 (Locality)、族群編號 (Code)、樣本數量 (N)、全長 (TL) 及體重 (BW) 資料。

Country	Locality	Code	N	TL (cm)	Average (cm)	BW (g)	Average (g)
Japan	Ishigaki	IG	14	14.1 – 23.2	18.2 ± 2.6	2.32 – 6.40	4.86 ± 1.39
Taiwan	Daxi	DX	1	32.5	–	29.71	–
	Shitiping	ST	36	10.4 – 24.2	15.9 ± 3.1	1.02 – 13.03	3.92 ± 2.50
	Jihui	JH	32	14.1 – 28.9	19.3 ± 4.3	2.09 – 17.69	6.24 ± 4.34
	Golden Coast	GC	31	7.1 – 32.9	23.9 ± 5.5	0.32 – 33.35	13.62 ± 7.60
	Wanlitong	KT	11	18.6 – 33.0	27.0 ± 4.7	4.74 – 25.72	17.43 ± 7.51
	Liuqiu	LQ	12	15.3 – 29.8	22.1 ± 5.1	3.25 – 23.60	11.38 ± 7.24
Philippines	Badian	BD	39	12.7 – 19.8	16.3 ± 1.6	1.59 – 6.53	3.59 ± 1.20
Total			176	7.1 – 33.0	19.4 ± 5.3	0.32 – 33.35	7.52 ± 6.72



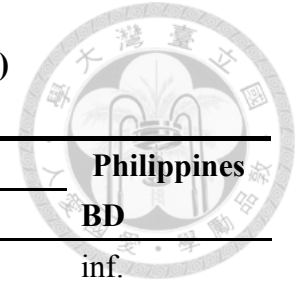
表二、小鰭鰭尾鯔 *cyt b* – *COI* (1336 bp) 之基因多型性

單倍型數目 (No. alleles)、變異位點 (variable sites, S)、單倍型歧異度 (haplotype diversity, h) 及核苷酸歧異度 (nucleotide diversity, π)。

Country	Population	N	No. alleles	S	h	π	Neutrality tests	
							Tajima's <i>D</i>	Fu's <i>F_s</i>
Japan	IG	14	14	44	1.00000	0.00627	-1.72357*	-7.49053**
Taiwan	ST	36	31	74	0.99206	0.00603	-2.01818**	-21.26507***
	JH	32	31	88	0.99798	0.00726	-2.11474**	-23.68003***
	GC	31	30	73	0.99785	0.00609	-2.08853**	-24.51101***
	KT	11	11	42	1.00000	0.00623	-1.96927**	-4.83863*
	LQ	12	12	32	1.00000	0.00690	-0.58952	-5.26473**
	Taiwan total	122	96	153	0.99417	0.00655	-2.26615**	-24.55910***
Philippines	BD	39	37	85	0.99730	0.00642	-2.09617**	-24.82441***
	All samples	175	130	175	0.9940	0.00650	-2.27963***	-24.41390***

P – value 顯著表示: * < 0.05; ** < 0.01; *** < 0.001.

表三、小鰭鰭尾鯿 *cyt b* - *COI* (1336 bp) 基因之遺傳分化指數 Pairwise Φ_{ST} (矩陣下方) 與基因流傳值 N_m (矩陣上方)



	Japan		Taiwan				Philippines
	IG	ST	JH	GC	KT	LQ	BD
IG		inf.	inf.	inf.	inf.	5.25	inf.
ST	-0.01454		inf.	inf.	inf.	5.57	inf.
JH	-0.01395	-0.00550		inf.	inf.	10.67	inf.
GC	-0.00943	-0.00376	-0.00428		inf.	4.09	inf.
KT	-0.00866	-0.01131	-0.01585	-0.01959		3.68	inf.
LQ	0.08865*	0.08974**	0.04361*	0.11567**	0.12067*		4.68
BD	-0.02476	-0.00211	-0.00239	-0.00265	-0.00396	0.10152**	

P-value 顯著表示: * < 0.05; ** < 0.01; *** < 0.001.



表四、小鰭鰭尾鯿 *cyt b* – *COI* (1336 bp) 基因之 AMOVA 檢定

分為三不同緯度: (1) 日本: 石垣島 (IG); (2) 臺灣: 大溪 (DX)、石梯坪 (ST)、基翬 (JH)、黃金海岸 (GC)、萬里桐 (KT)、小琉球 (LQ); (3) 菲律賓: 巴迪安 (BD)。

Source of variations	Degree of freedom	Sum of squares	Percentage of variation	Fixation index	P-value
Among groups	2	7.848	-1.31	-0.01308 (Φ_{CT})	0.48192
Among populations within groups	4	23.954	1.68	0.01655 (Φ_{SC})	0.03030*
Within populations	168	723.260	99.63	0.00369 (Φ_{ST})	0.08211

P – value 顯著表示: * < 0.05; ** < 0.01; *** < 0.001.



表五、所有小鰭尾鯔族群之耳石日輪數

石垣島 (IG)、石梯坪 (ST)、基鵬 (JH)、黃金海岸 (GC)、萬里桐 (KT)、小琉球 (LQ)、巴迪安 (BD)。

		Japan	Taiwan				Philippines	
		IG	ST	JH	GC	KT	LQ	BD
Range (days)	T _{MC}	29 – 61	26 – 59	29 – 59	24 – 76	27 – 53	32 – 89	22 – 45
	T _{MG}	4 – 24	5 – 22	3 – 27	5 – 28	4 – 25	3 – 32	3 – 23
	T _{GC}	41 – 68	42 – 69	39 – 69	40 – 85	41 – 66	46 – 98	33 – 56
Average (days)	T _{MC} ^{***}	42.7 ± 9.5 ^A	40.0 ± 8.8 ^A	40.8 ± 7.4 ^A	44.9 ± 11.6 ^A	42.2 ± 8.0 ^A	46.3 ± 17.9 ^A	32.4 ± 6.3 ^B
	T _{MG}	11.2 ± 5.6	12.1 ± 4.5	11.7 ± 4.5	12.0 ± 5.0	13.3 ± 8.6	14.3 ± 8.0	12.0 ± 4.5
	T _{GC} ^{***}	54.6 ± 7.7 ^(BC)	51.8 ± 7.2 ^(C)	51.7 ± 7.9 ^(C)	57.6 ± 9.7 ^(AB)	55.2 ± 6.9 ^(BC)	61.2 ± 14.6 ^(A)	43.9 ± 4.9 ^(D)
N	T _{MC} , T _{MG}	13	31	25	28	10	10	34
	T _{GC}	14	36	31	31	11	12	39

P – value 顯著表示: * < 0.05; ** < 0.01; *** < 0.001.



表六、小鰭鰭尾鯉依不同國家代表不同緯度之耳石日輪數

石垣島 (IG)、石梯坪 (ST)、基翠 (JH)、黃金海岸 (GC)、萬里桐 (KT)、巴迪安 (BD)。

		Japan	Taiwan main island	Philippines
		IG	ST, JH, GC, KT	BD
Range (days)	T _{MC}	29 – 61	24 – 76	22 – 45
	T _{MG}	4 – 24	3 – 28	3 – 23
	T _{GC}	41 – 68	39 – 85	33 – 56
Average (days)	T _{MC} ^{***}	42.7 ± 9.5 ^A	41.9 ± 9.4 ^A	32.4 ± 6.3 ^B
	T _{MG}	11.2 ± 5.6	12.4 ± 5.8	12.0 ± 4.5
	T _{GC} ^{***}	54.6 ± 7.7 ^(A)	53.8 ± 8.5 ^(A)	43.9 ± 4.9 ^(B)
N	T _{MC} , T _{MG}	13	94	34
	T _{GC}	14	109	39

P – value 顯著表示: * < 0.05; ** < 0.01; *** < 0.001.



表七、小鰭鰭尾鯿超過 30 尾樣點之耳石日輪數

黃金海岸 (GC)、石梯坪 (ST)、基翬 (JH)、巴迪安 (BD)。

		Southwestern Taiwan		Eastern Taiwan		Philippines
		GC	ST	JH	BD	
Range (days)	T _{MC}	24 – 76	26 – 59	29 – 59	22 – 45	
	T _{MG}	5 – 28	5 – 22	3 – 27	3 – 23	
	T _{GC}	40 – 85	42 – 69	39 – 69	33 – 56	
Average (days)	T _{MC} ^{***}	44.9 ± 11.6 ^A	40.0 ± 8.8 ^B	40.8 ± 7.4 ^{AB}	32.4 ± 6.3 ^C	
	T _{MG}	12.0 ± 5.0	12.1 ± 4.5	11.7 ± 4.5	12.0 ± 4.5	
	T _{GC} ^{***}	57.6 ± 9.7 ^(A)	51.8 ± 7.2 ^(B)	51.7 ± 7.9 ^(B)	43.9 ± 4.9 ^(C)	
N	T _{MC} , T _{MG}	28	31	25	34	
	T _{GC}	31	36	31	39	

P – value 顯著表示: * < 0.05; ** < 0.01; *** < 0.001.



表八、所有小鰭鰭尾鯻族群之耳石成長率

石垣島 (IG)、石梯坪 (ST)、基翠 (JH)、黃金海岸 (GC)、萬里桐 (KT)、小琉球 (LQ)、巴迪安 (BD)。

		Japan	Taiwan				Philippines	
		IG	ST	JH	GC	KT	LQ	BD
Range ($\mu\text{m}/\text{day}$)	G _{MC}	0.94 – 1.29	0.76 – 1.49	0.82 – 1.44	0.69 – 1.28	0.90 – 1.37	0.86 – 1.24	0.91 – 1.60
	G _{MG}	1.23 – 3.51	1.40 – 3.25	1.36 – 3.45	1.72 – 3.69	1.47 – 3.46	1.58 – 3.90	1.92 – 4.24
	G _{GC}	1.04 – 1.55	0.95 – 1.58	0.91 – 1.87	0.93 – 1.73	1.16 – 1.57	0.98 – 1.79	1.22 – 2.40
Average ($\mu\text{m}/\text{day}$)	G _{MC} [*]	1.10 ± 0.09 ^{ABC}	1.11 ± 0.18 ^{ABC}	1.15 ± 0.15 ^{BC}	1.04 ± 0.14 ^{AB}	1.09 ± 0.16 ^{ABC}	1.01 ± 0.12 ^A	1.18 ± 0.17 ^C
	G _{MG} [*]	2.11 ± 0.64 ^a	2.22 ± 0.49 ^{ab}	2.22 ± 0.51 ^{ab}	2.43 ± 0.54 ^{ab}	2.26 ± 0.64 ^{ab}	2.52 ± 0.66 ^{ab}	2.62 ± 0.56 ^b
	G _{GC} ^{***}	1.28 ± 0.16 ^(A)	1.36 ± 0.14 ^(A)	1.39 ± 0.17 ^(A)	1.31 ± 0.21 ^(A)	1.33 ± 0.11 ^(A)	1.38 ± 0.22 ^(A)	1.60 ± 0.19 ^(B)
N	G _{MC} , G _{MG}	13	31	25	28	10	10	34
	G _{GC}	14	36	31	31	11	12	39

P – value 顯著表示: * < 0.05; ** < 0.01; *** < 0.001.



表九、小鰭鰭尾鯉依不同國家代表不同緯度之耳石成長率

石垣島 (IG)、石梯坪 (ST)、基翬 (JH)、黃金海岸 (GC)、萬里桐 (KT)、巴迪安 (BD)。

		Japan	Taiwan main island	Philippines
		IG	ST, JH, GC, KT	BD
Range ($\mu\text{m}/\text{day}$)	G _{MC}	0.94 – 1.29	0.69 – 1.49	0.91 – 1.60
	G _{MG}	1.23 – 3.51	1.36 – 3.69	1.92 – 4.24
	G _{GC}	1.04 – 1.55	0.91 – 1.87	1.22 – 2.40
Average ($\mu\text{m}/\text{day}$)	G _{MC} *	1.10 ± 0.09 ^A	1.10 ± 0.16 ^A	1.18 ± 0.17 ^B
	G _{MG} **	2.11 ± 0.64 ^a	2.29 ± 0.53 ^a	2.62 ± 0.56 ^b
	G _{GC} ***	1.28 ± 0.16 ^(A)	1.35 ± 0.17 ^(A)	1.60 ± 0.19 ^(B)
N	G _{MC} , G _{MG}	13	94	34
	G _{GC}	14	109	39

P – value 顯著表示: * < 0.05; ** < 0.01; *** < 0.001.



表十、小鰭鰭尾鯉超過 30 尾樣點之耳石成長率

黃金海岸 (GC)、石梯坪 (ST)、基鵬 (JH)、巴迪安 (BD)。

		Southwestern Taiwan	Eastern Taiwan		Philippines
		GC	ST	JH	BD
Range ($\mu\text{m}/\text{day}$)	GMC	0.69 – 1.28	0.76 – 1.49	0.82 – 1.44	0.91 – 1.60
	GMG	1.72 – 3.69	1.40 – 3.25	1.36 – 3.45	1.92 – 4.24
	GGC	0.93 – 1.73	0.95 – 1.58	0.91 – 1.87	1.22 – 2.40
Average ($\mu\text{m}/\text{day}$)	GMC*	1.04 \pm 0.14 ^A	1.11 \pm 0.18 ^{AB}	1.15 \pm 0.15 ^B	1.18 \pm 0.17 ^B
	GMG**	2.43 \pm 0.54 ^{ab}	2.22 \pm 0.49 ^a	2.22 \pm 0.51 ^a	2.62 \pm 0.56 ^b
	GGC***	1.31 \pm 0.21 ^(A)	1.36 \pm 0.14 ^(A)	1.39 \pm 0.17 ^(A)	1.60 \pm 0.19 ^(B)
N	GMC, GMG	28	31	25	34
	GGC	31	36	31	39

P – value 顯著表示: * < 0.05; ** < 0.01; *** < 0.001.

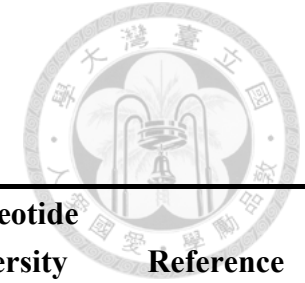


表十一、臺灣地區小鰭鰭尾鯿之年齡體長關係 (Age-Length Key)

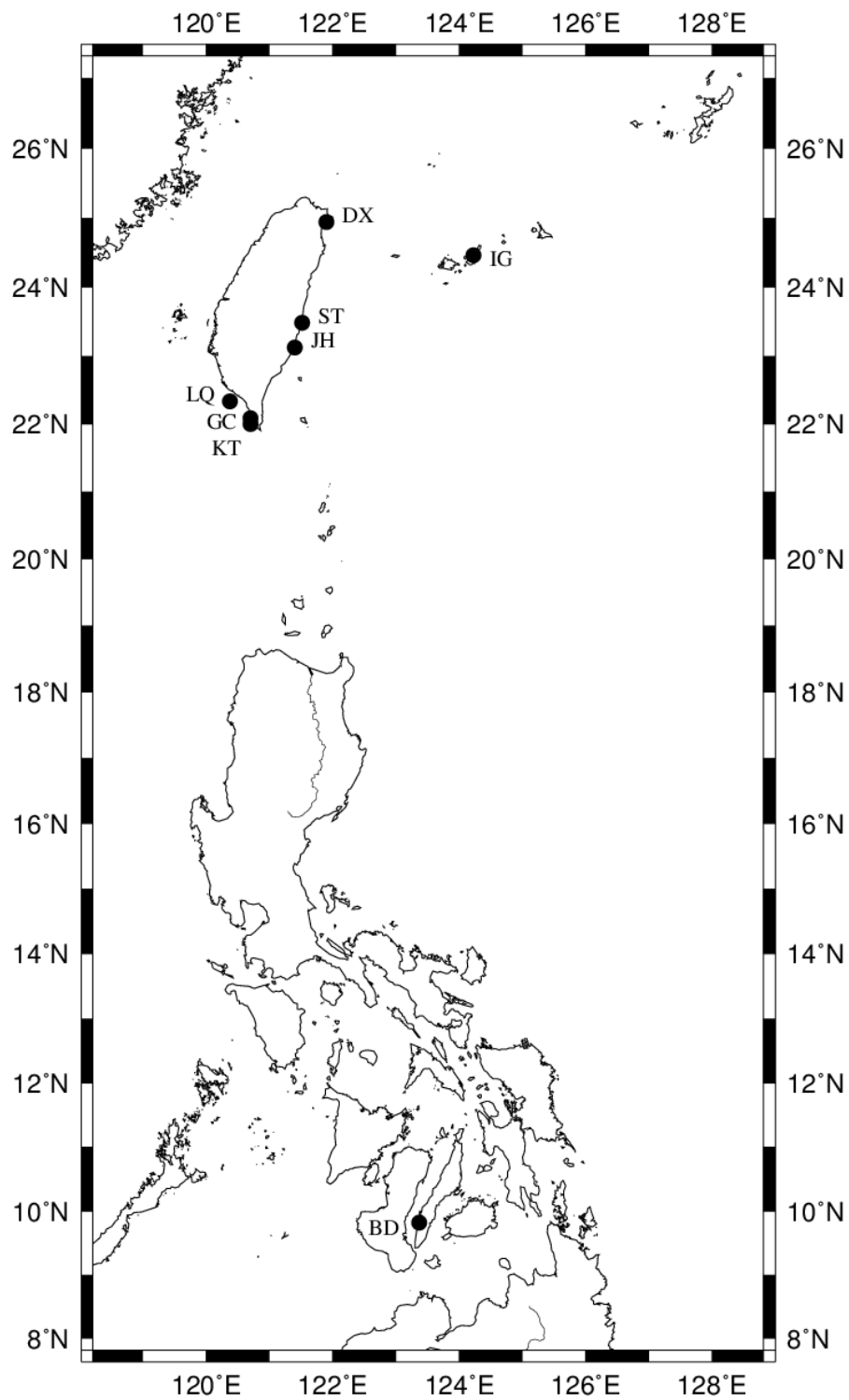
以每 2 cm 為間隔，利用百分比表示，TL 為全長，總樣本數為 123 尾。

TL/Age	0+	1+	2+	3+	4+	5+	6+	7+	8+	9+	10+	11+	12+	N
6-8	100.0													1
8-10														0
10-12		83.3	16.7											6
12-14		40.0	60.0											5
14-16		5.3	42.1	36.8	15.8									19
16-18			26.3	42.1	21.1	10.5								19
18-20			20.0	40.0	26.7	13.3								15
20-22				50.0	30.0	10.0		10.0						10
22-24					25.0	62.5			12.5					8
24-26				13.3	6.7	26.7	33.3	6.7	6.7	6.7				15
26-28					27.3	18.2		18.2	9.1	27.3				11
28-30				14.3	14.3		14.3	14.3	14.3		28.6			7
30-32						25.0			25.0	50.0				4
32-34							33.3			33.3			33.3	3
N	1	8	20	29	21	17	7	5	5	7	2	0	1	123

表十二、鰻形目魚類之基因多樣性



Species	Gene	Sequence length (bp)	Individuals (N)	Haplotype Numbers (n)	n / N	Haplotype Diversity (h)	Nucleotide Diversity (π)	Reference
<i>Anguilla anguilla</i>	<i>cyt b</i>	392	107	17	0.159	Mean = 0.732	Mean = 0.004	Daemen et al., 2001
<i>A. marmorata</i>	<i>cyt b</i>	1140	237	90	0.380	-	-	Minegishi et al., 2008
<i>Echidna nebulosa</i>	<i>cyt b + COI</i>	1228	79	67	0.848	0.995	0.014	Reece et al., 2011
<i>Gymnothorax undulatus</i>	<i>cyt b + COI</i>	1228	165	112	0.679	0.997	0.012	Reece et al., 2011
<i>G. flavimarginatus</i>	<i>cyt b + COI</i>	1228	124	104	0.839	0.997	0.012	Reece et al., 2011
<i>Gymnomuraena zebra</i>	<i>cyt b + COI</i>	1228	67	64	0.955	0.998	0.012	Reece et al., 2011
<i>Cirrhimuraena chinensis</i>	<i>cyt b</i>	804	266	64	0.241	0.700	0.002	Li et al., 2014
<i>Uropterygius micropterus</i>	<i>cyt b</i>	680	181	103	0.569	0.977	0.008	This study
	<i>cyt b + COI</i>	1336	176	130	0.739	0.994	0.006	This study



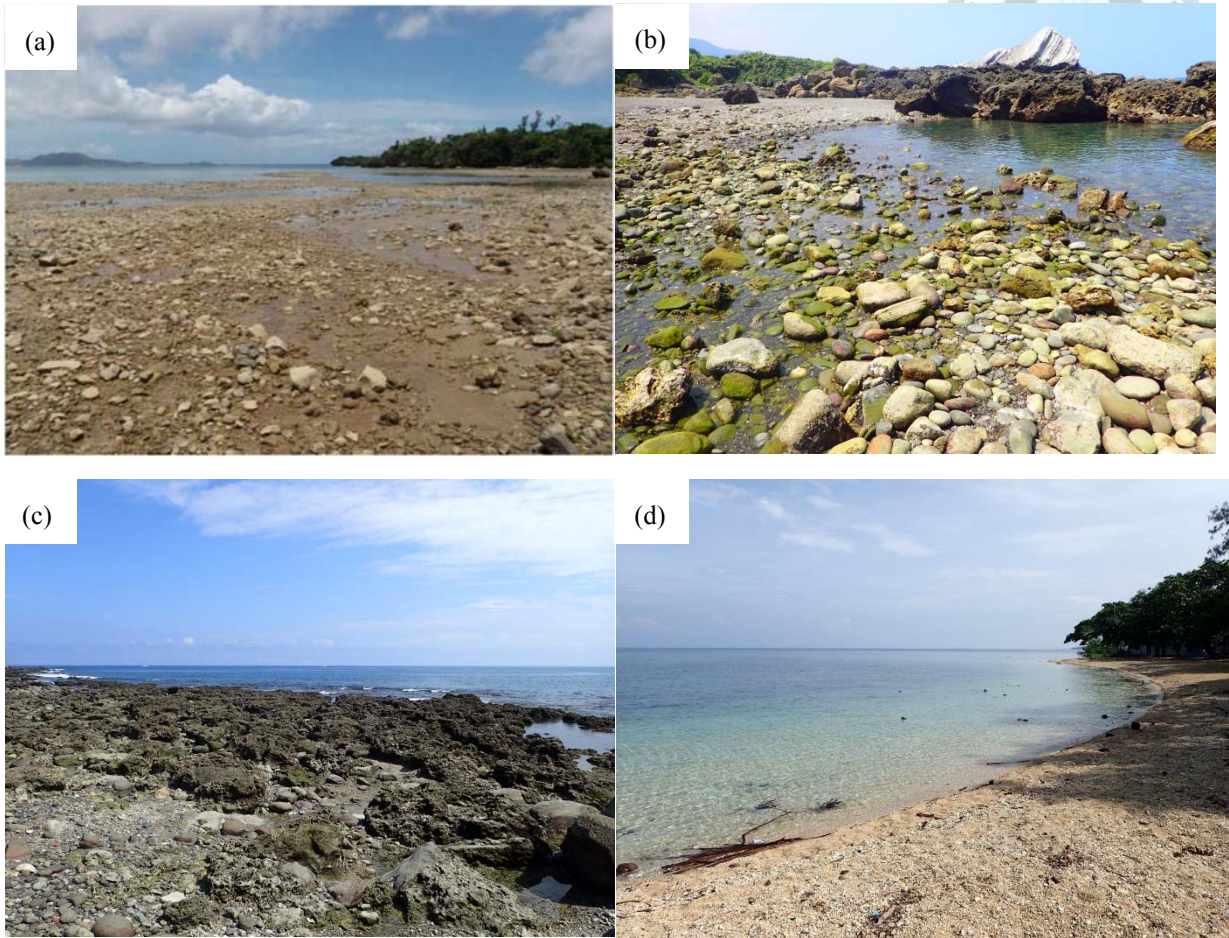
圖一、小鰭鰭尾鯻各族群採集地點分布圖

石垣島 (IG)、大溪 (DX)、石梯坪 (ST)、基犁 (JH)、黃金海岸 (GC)、萬里桐 (KT)、小琉球 (LQ)、巴迪安 (BD)。



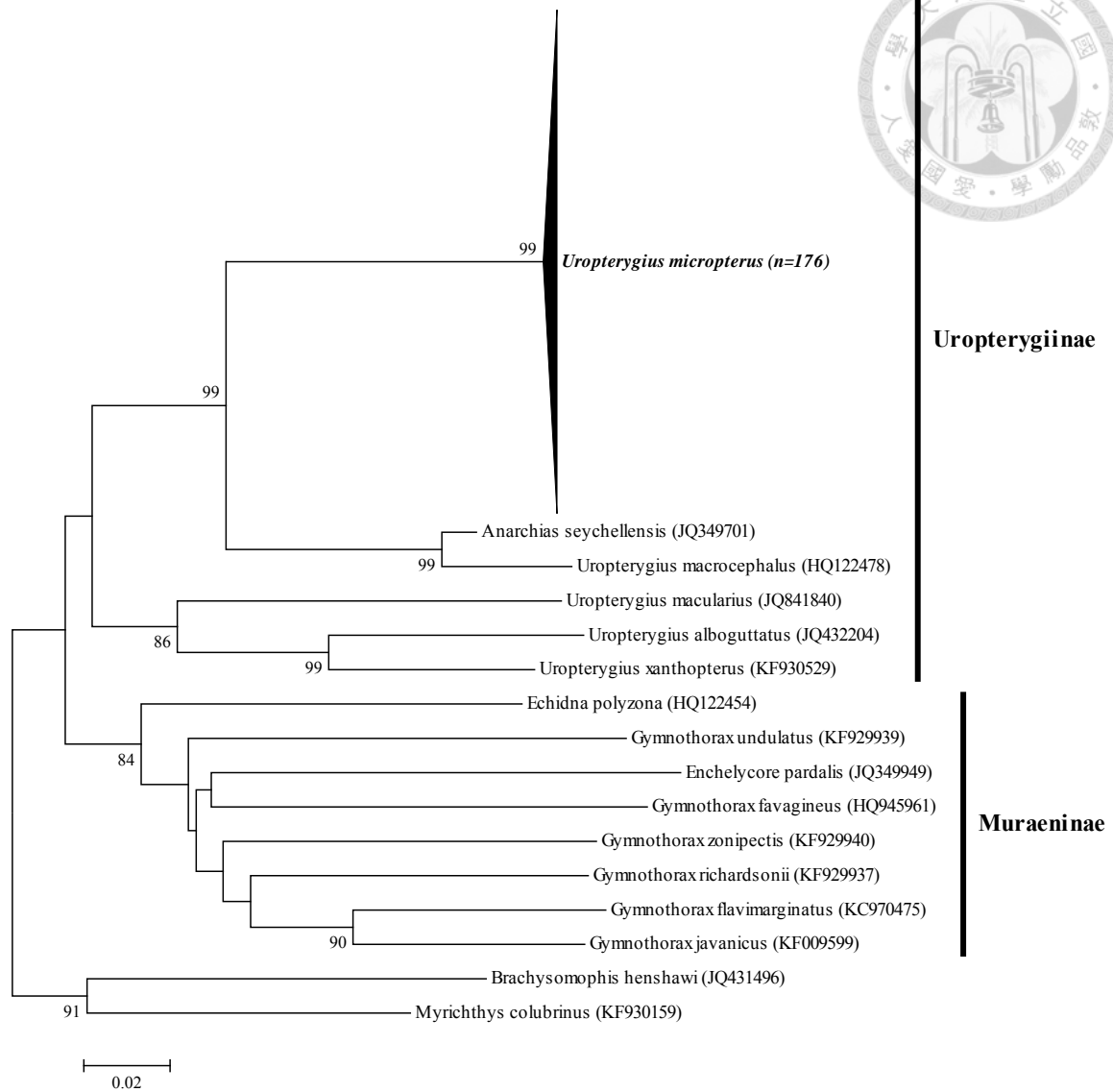
圖二、小鰭鰭尾鯢標本照

(a) TL = 7.1 cm 的個體；(b) TL = 27.7 cm 的個體。



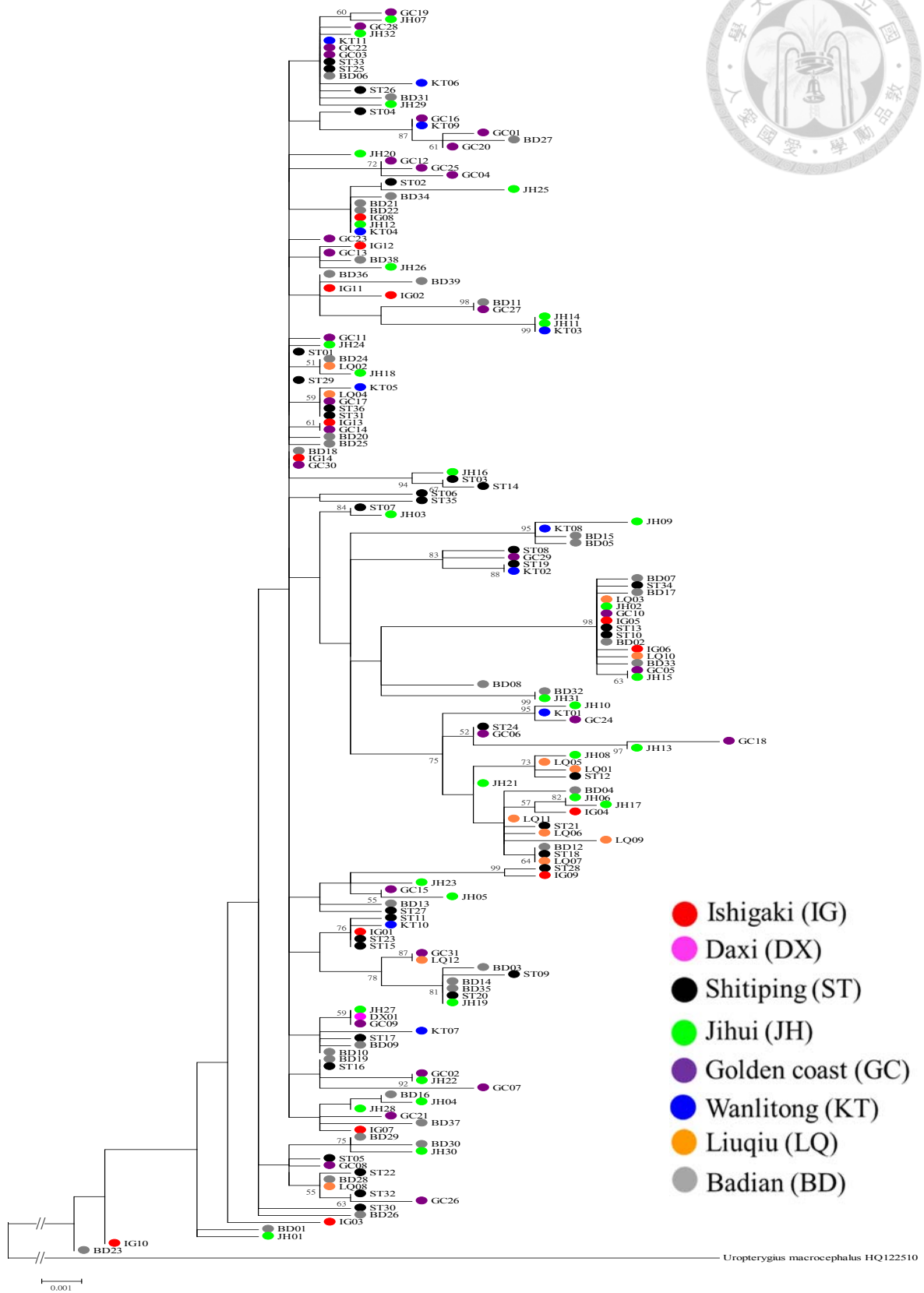
圖三、小鰭鰭尾鱗之不同類型棲地環境照

(a) 石垣島浦底灣 (IG) 地形非常平坦，散步些許礫石，當退大潮時幾乎完全暴露在空氣中 (照片由田和篤史博士提供)；(b) 花蓮石梯坪 (ST) 為半封閉的海灣，散布大量礫石，旁邊有些許珊瑚礁地形；(c) 臺東基翬 (JH) 主要以珊瑚礁地形為主，但底質有相當多的大顆粒珊瑚砂；(d) 菲律賓巴迪安 (BD) 為珊瑚細沙地形，但其中散布大量礫石。



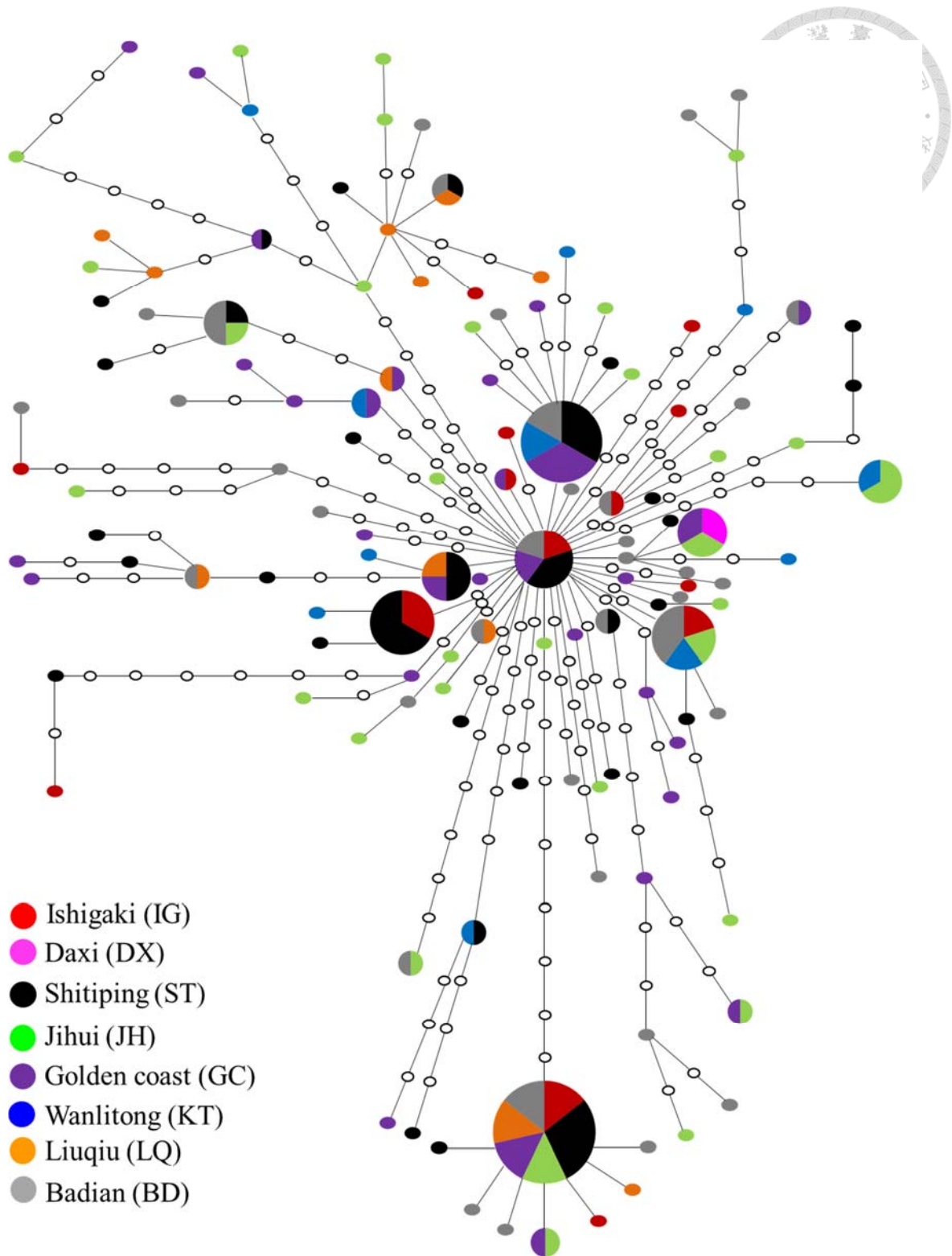
圖四、全部小鰭鰭尾鯧樣本 (n=176) 物種鑑定之 *COI* 親緣關係樹 (NJ tree)

鰭尾鯧亞科 (Urotergiinae)、鯧亞科 (Muraeninae)，外群為亨氏短體蛇鰻 (*Brachysomophis henshawi*) 與斑竹花蛇鰻 (*Myrichthys colubrinus*)。全部小鰭鰭尾鯧序列皆在同一個分支中並呈現單系群。



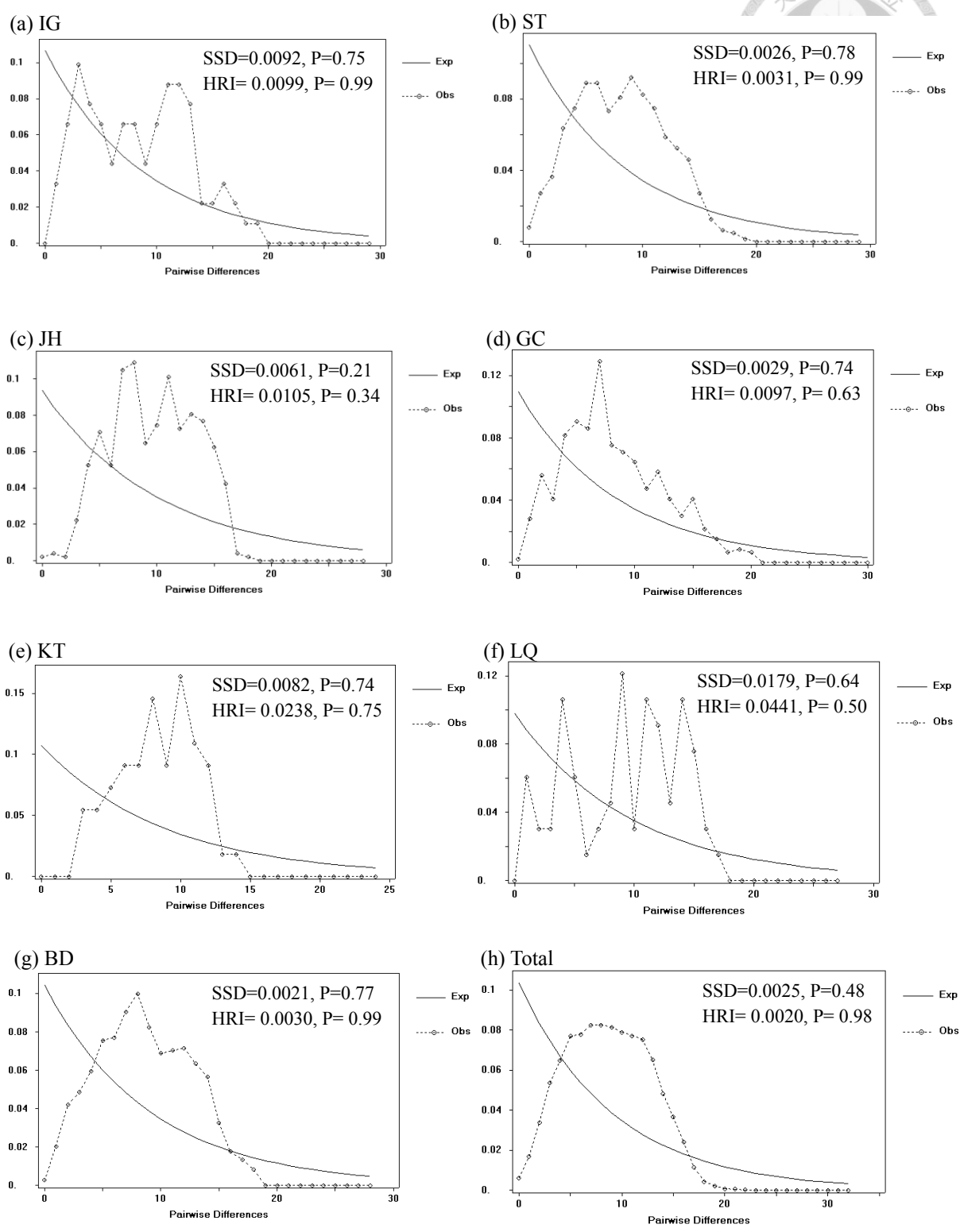
圖五、小鰭鰭尾鯻種內 *cyt b* - *COI* (1336 bp) 基因之親緣關係樹 (ML tree)

不同顏色代表不同族群，外群為巨頭鰭尾鯻 (*Uropterygius macrocephalus*)。



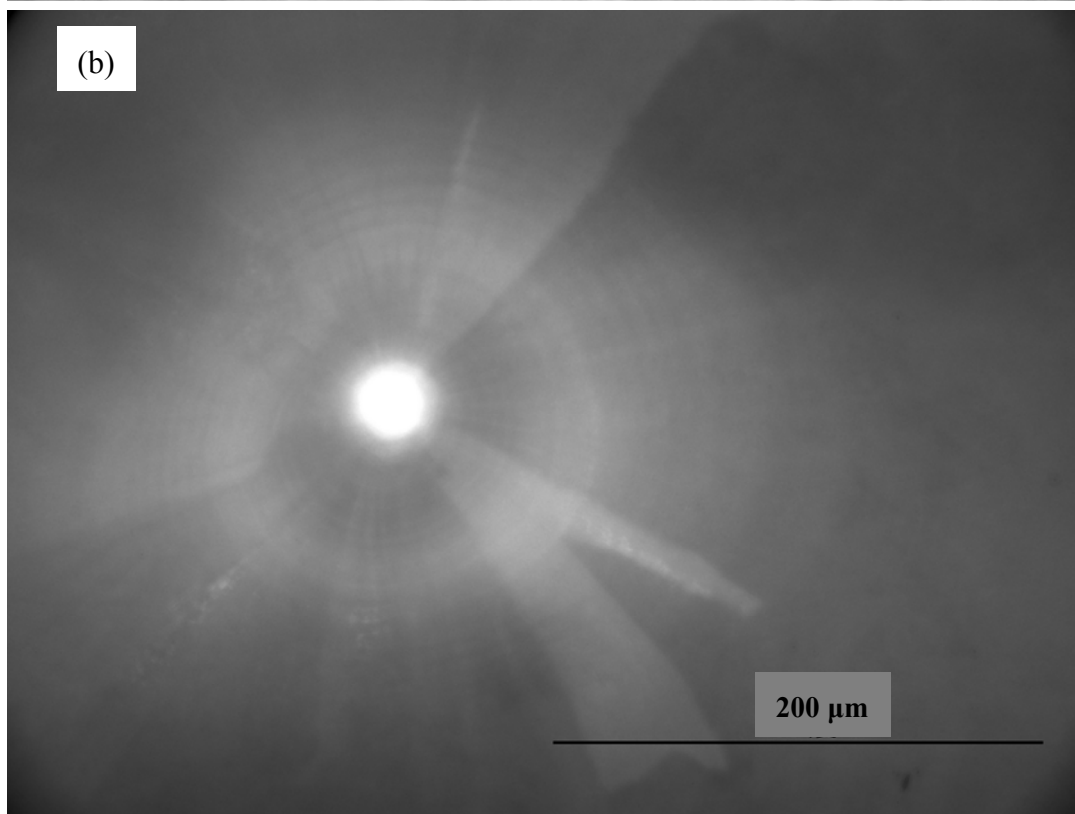
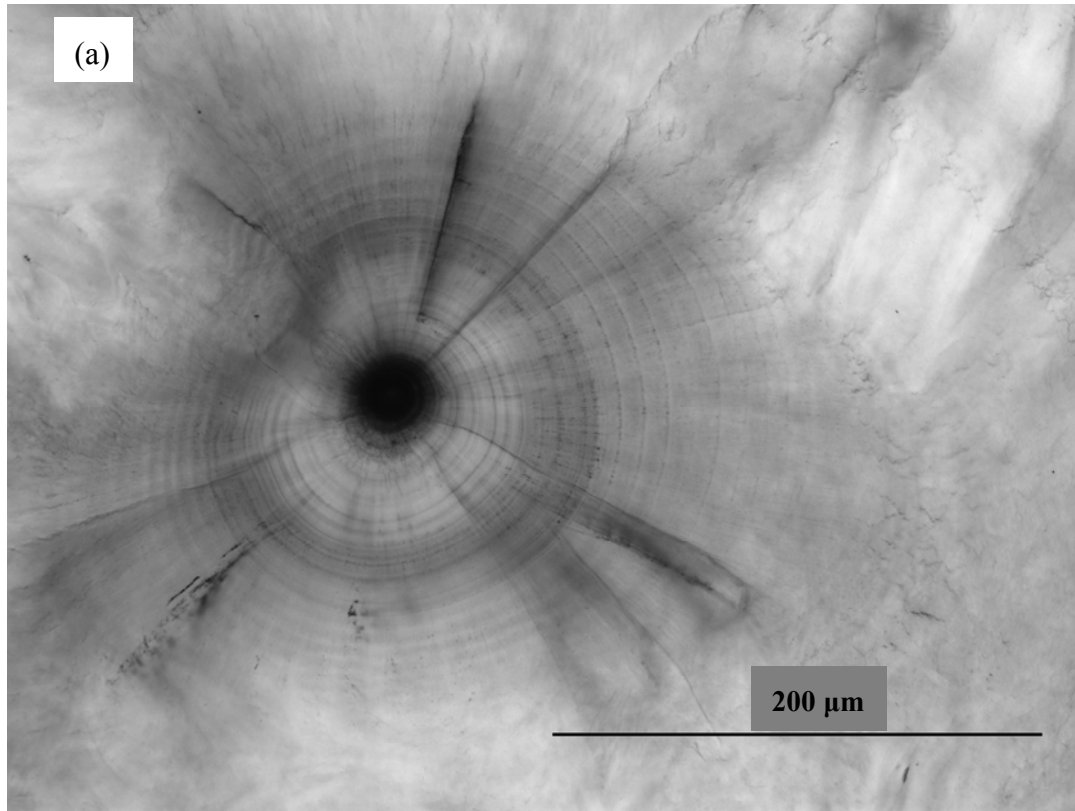
圖六、小鰭鰭尾鯻 *cyt b - COI* (1336 bp) 基因之最小關聯網狀圖 (MSN)

不同顏色代表不同族群，圓餅圖的大小代表數量的多寡，空心圓為假設之沒採集到的單倍型。



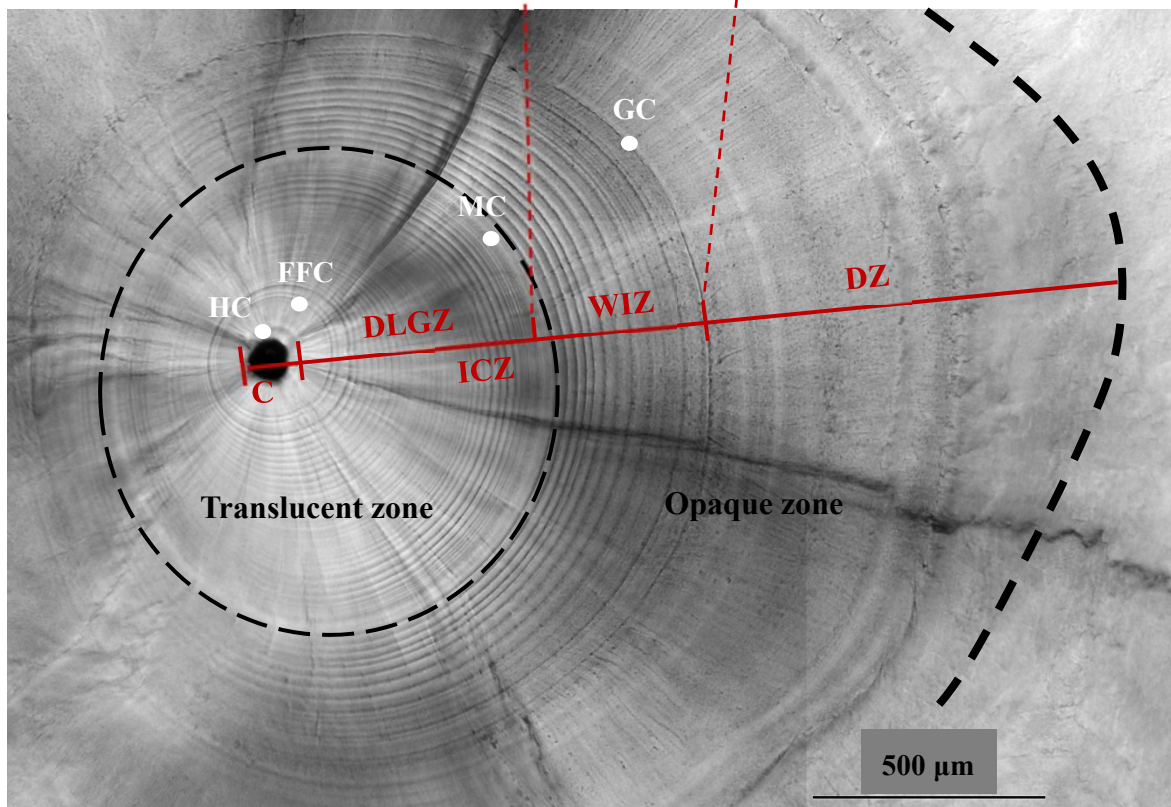
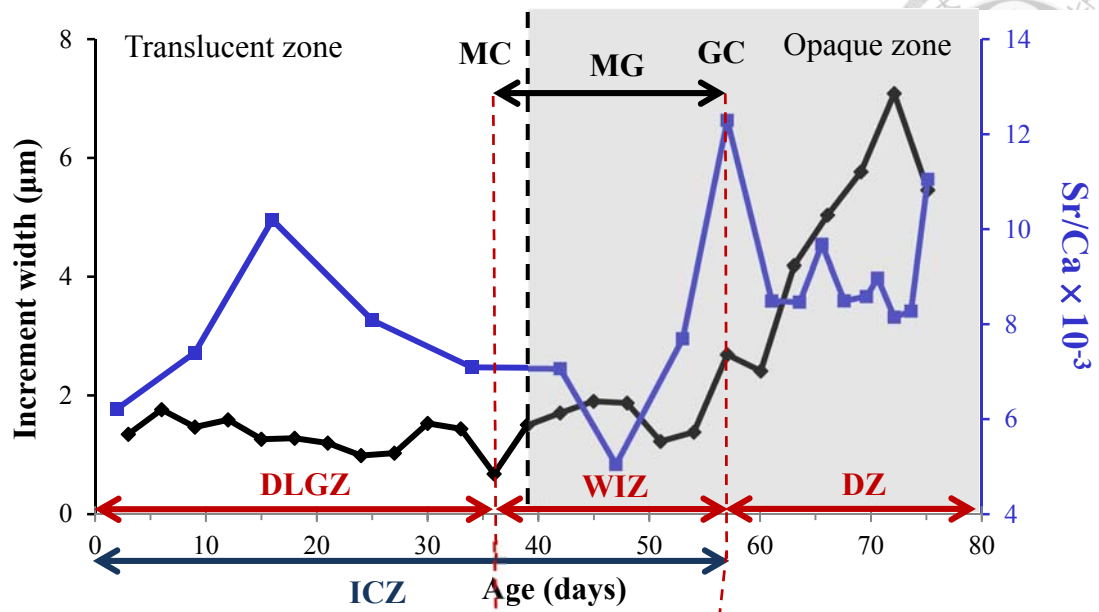
圖七、小鰭鰭尾鯻 *cyt b* - *COI* (1336 bp) 基因之遺傳變異分布檢測

(a) 石垣島 (IG, n = 14) ; (b) 石梯坪 (ST, n = 36) ; (c) 基翠 (JH, n = 32) ; (d) 黃金海岸 (GC, n = 31) ; (e) 萬里桐 (KT, n = 11) ; (f) 小琉球 (LQ, n = 12) ; (g) 巴迪安 (BD, n = 39) ; (h) 全部樣本 (包含 DX , n=176) 。



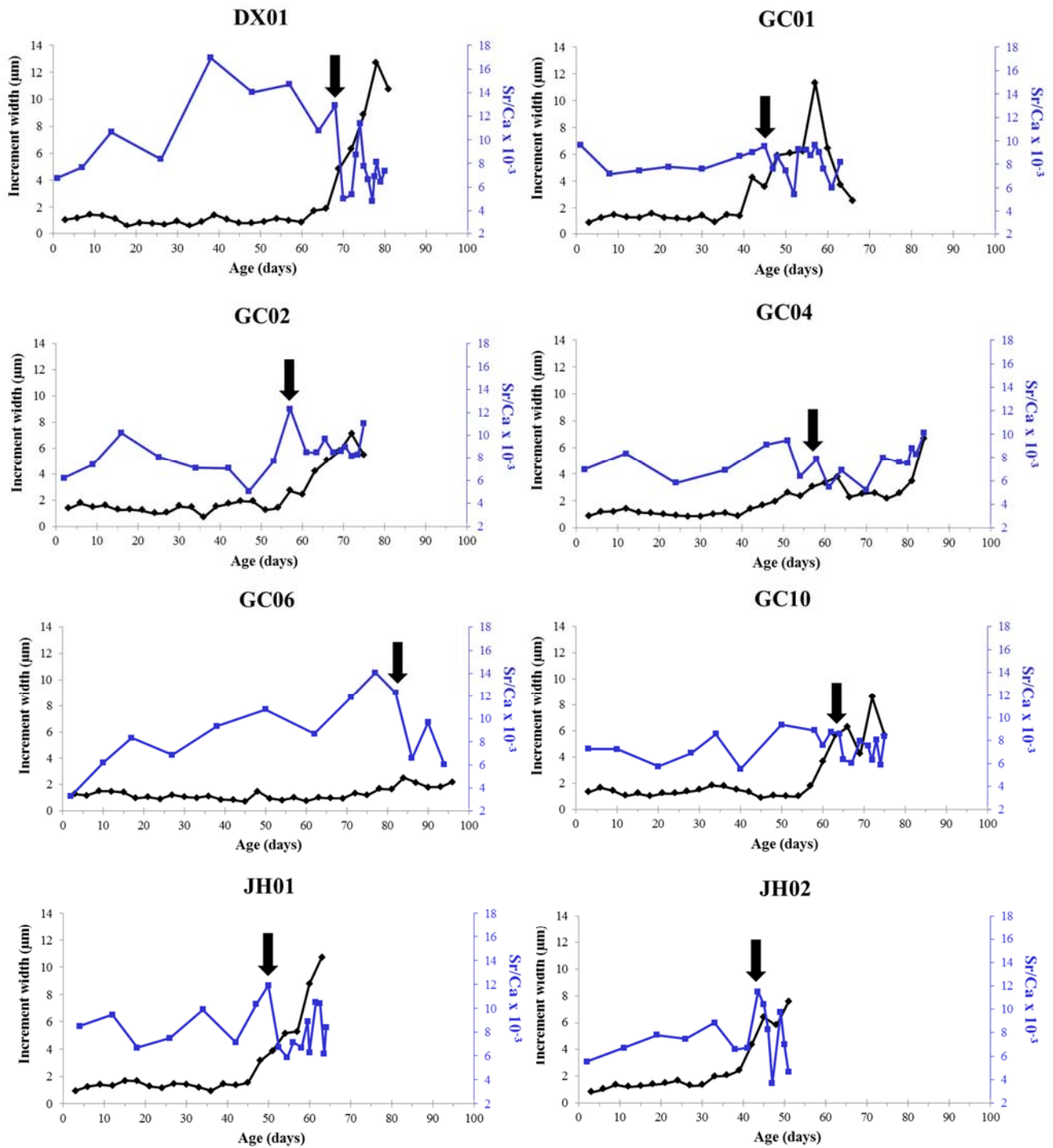
圖八、小鰭鰭尾鯔耳石之透明帶 (translucent zone) 與不透明帶 (opaque zone)

(a) 穿透光下，透明帶較亮、不透明帶較暗；(b) 表面光下，透明帶較暗、不透明帶較亮。



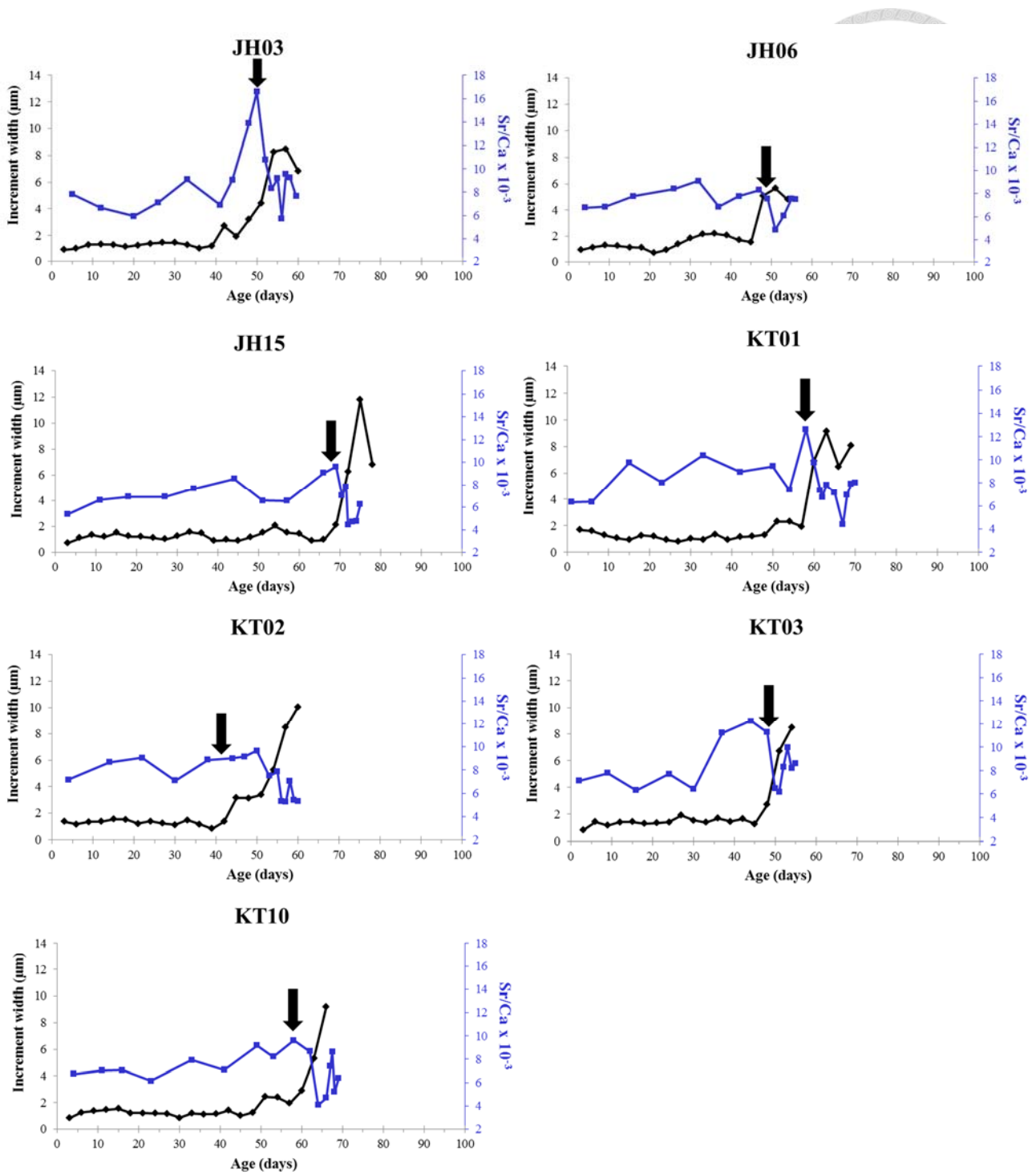
圖九、小鰭鰭尾鱈耳石微細結構及微化學

Hatch check (HC)、first feeding check (FFC)、metamorphosis check (MC)、growth check (GC)、developing leptocephalus growth zone (DLGZ)、wide increment zone (WIZ)、diffuse zone (DZ)、core (C)、increment countable zone (ICZ)。



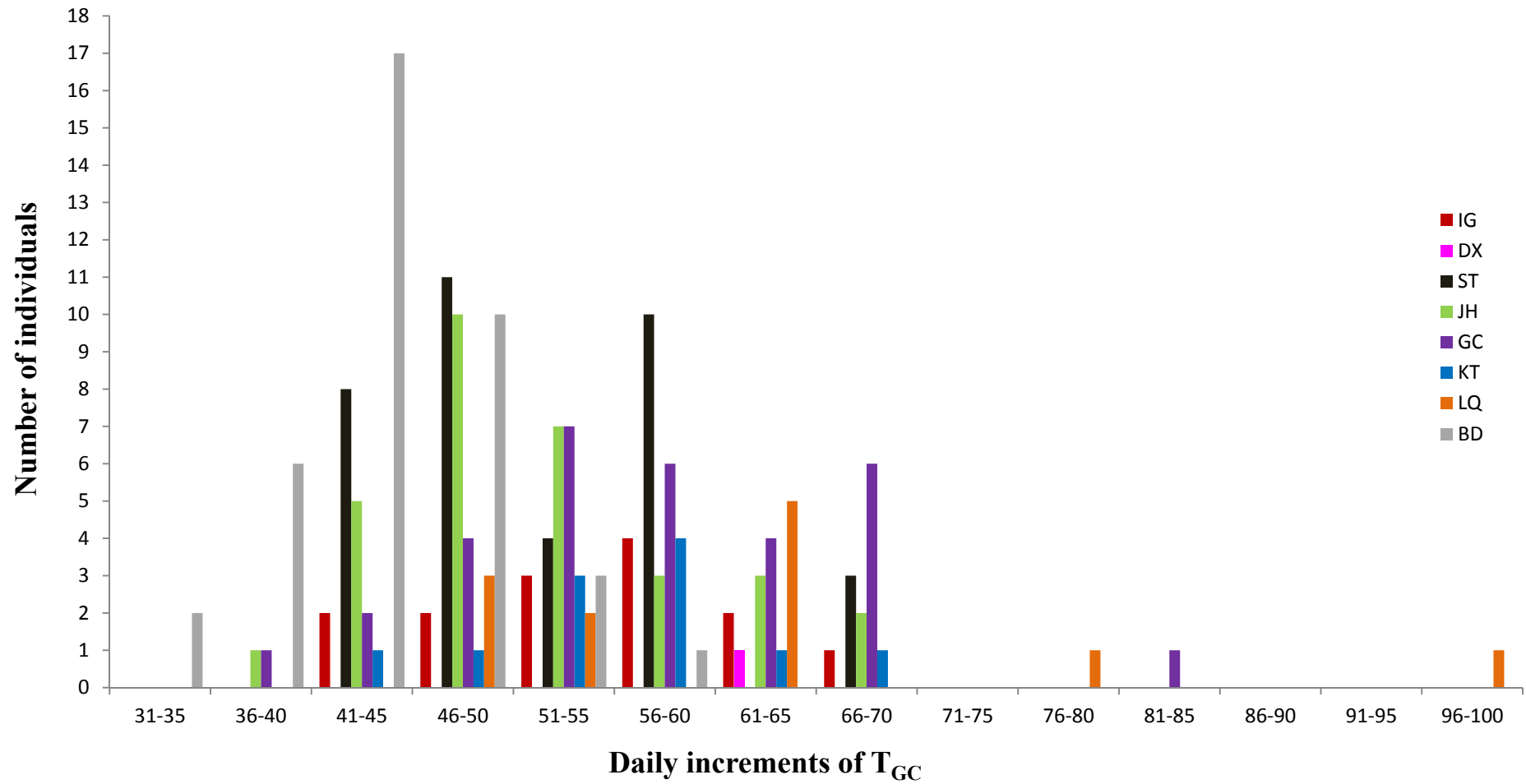
圖十、小鰭鰭尾鱒耳石輪寬與 Sr / Ca 之時序變化

大溪 (DX)、黃金海岸 (GC)、基翠 (JH)、萬里桐 (KT)；箭頭處為 GC 記號出現的地方。



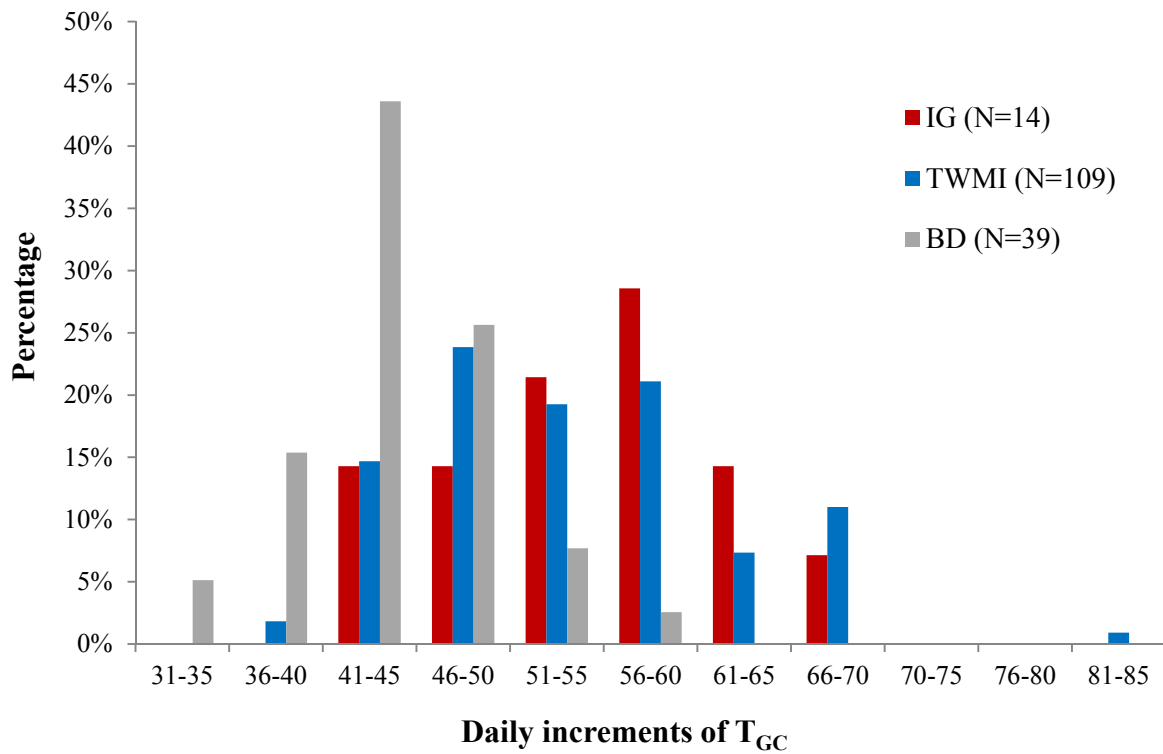
圖十 (續)、小鰭鰭尾鯉耳石輪寬與 Sr / Ca 之時序變化

大溪 (DX)、黃金海岸 (GC)、基翠 (JH)、萬里桐 (KT)；箭頭處為 GC 記號出現的地方。



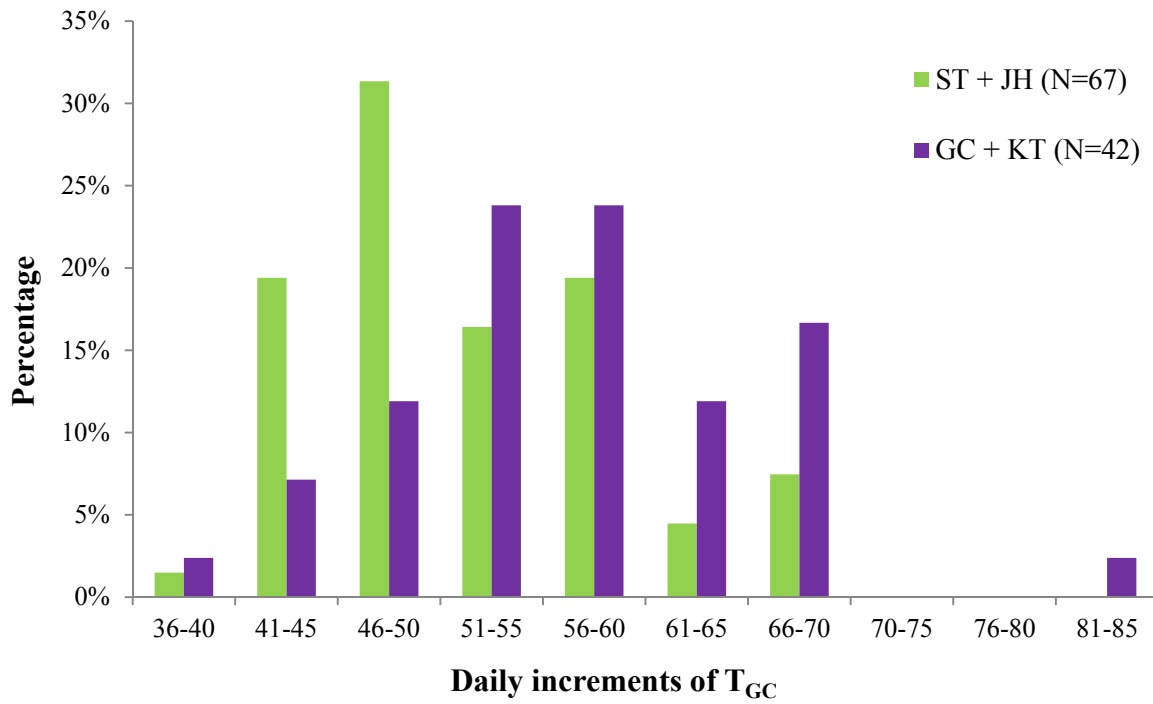
圖十一、小鰭鰭尾鯽全部樣本耳石 T_{GC} 分布圖

石垣島 (IG)、大溪 (DX)、石梯坪 (ST)、基翠 (JH)、黃金海岸 (GC)、萬里桐 (KT)、小琉球 (LQ)、巴迪安 (BD)。



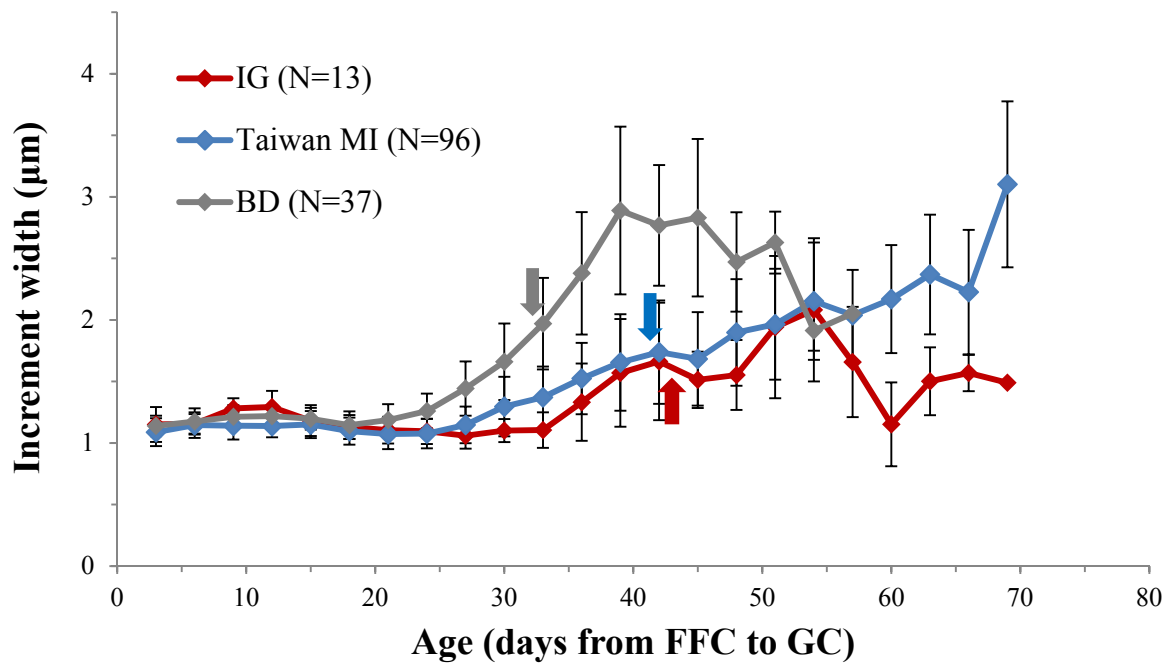
圖十二、小鰭鰭尾鯉依不同國家代表不同緯度之 T_{GC} 百分比分布圖

石垣島 (IG)；臺灣本島 (TWMI)，包括石梯坪 (ST)、基鵬 (JH)、黃金海岸 (GC)、萬里桐 (KT)；巴迪安 (BD)。



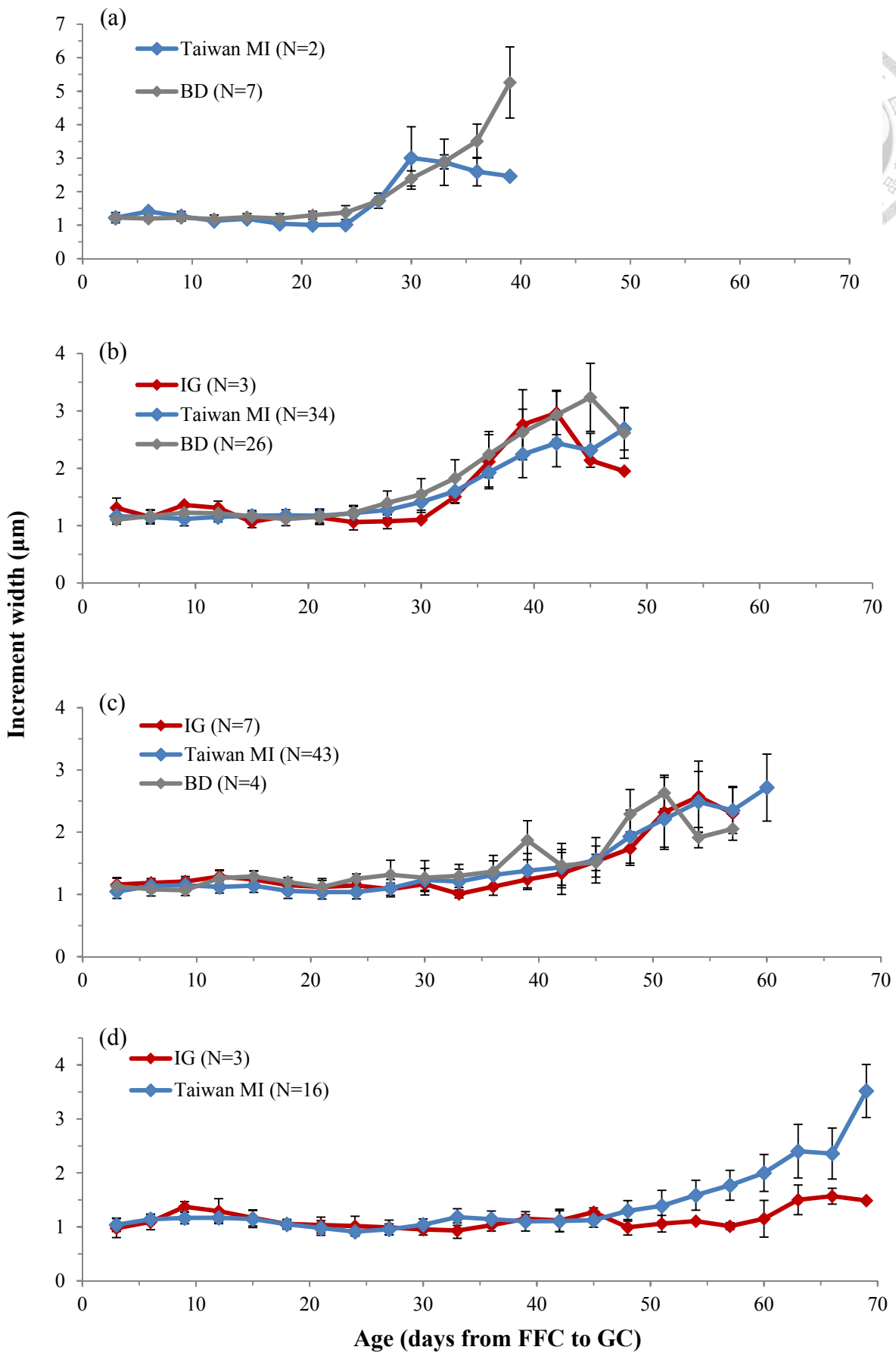
圖十三、臺灣本島東側與西南側小鰭鰯尾鱗 T_{GC} 百分比分布圖

臺灣本島東側:石梯坪 (ST)、基翬 (JH)；臺灣本島西南側:黃金海岸 (GC)、萬里桐 (KT)。

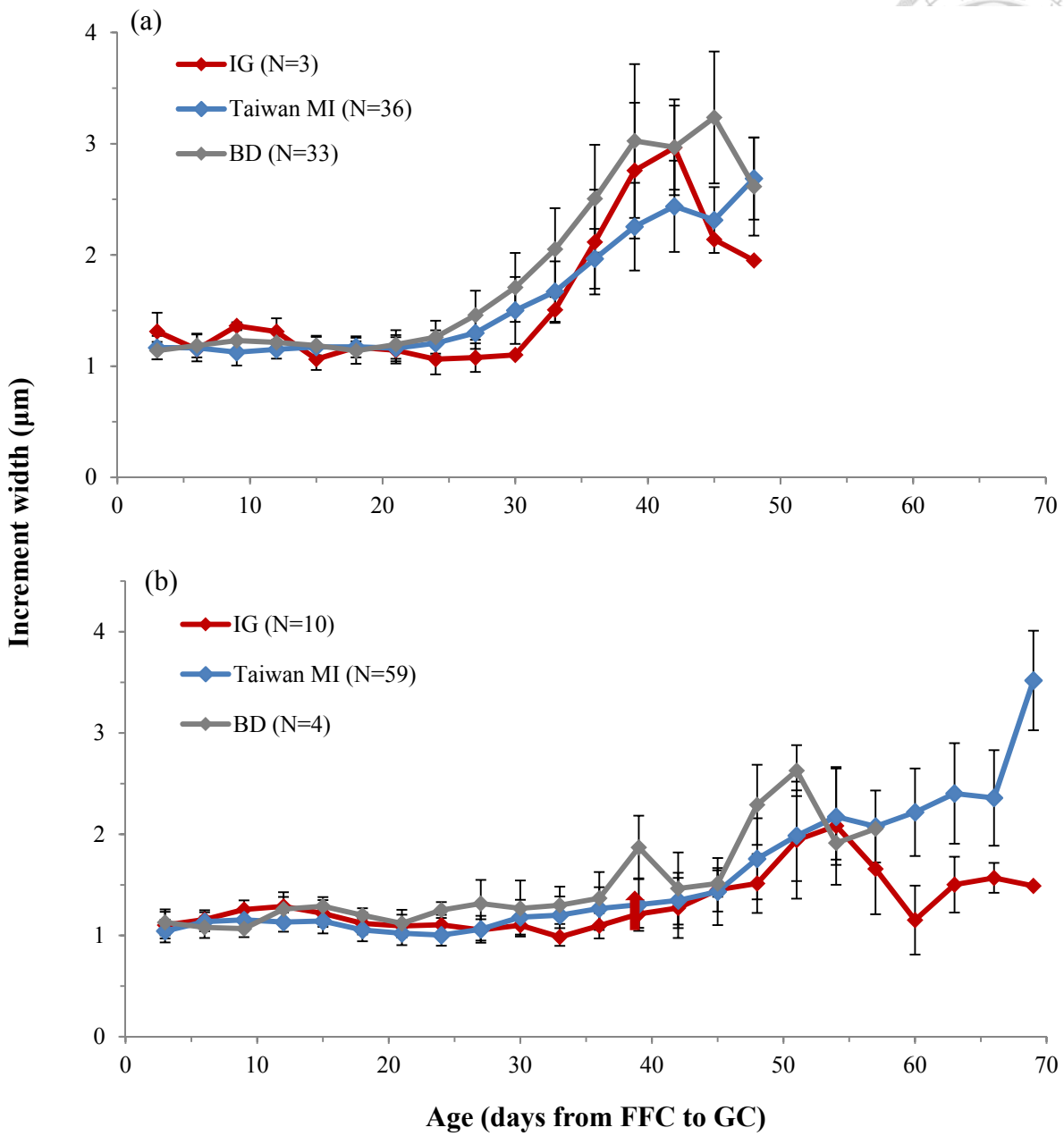


圖十四、小鰭鰭尾鯨全部樣本 T_{GC} 輪寬時序變化圖

石垣島 (IG)；臺灣本島 (Taiwan MI)，包括石梯坪 (ST)、基翬 (JH)、黃金海岸 (GC)、萬里桐 (KT)；巴迪安 (BD)；箭頭為 MC 位置。

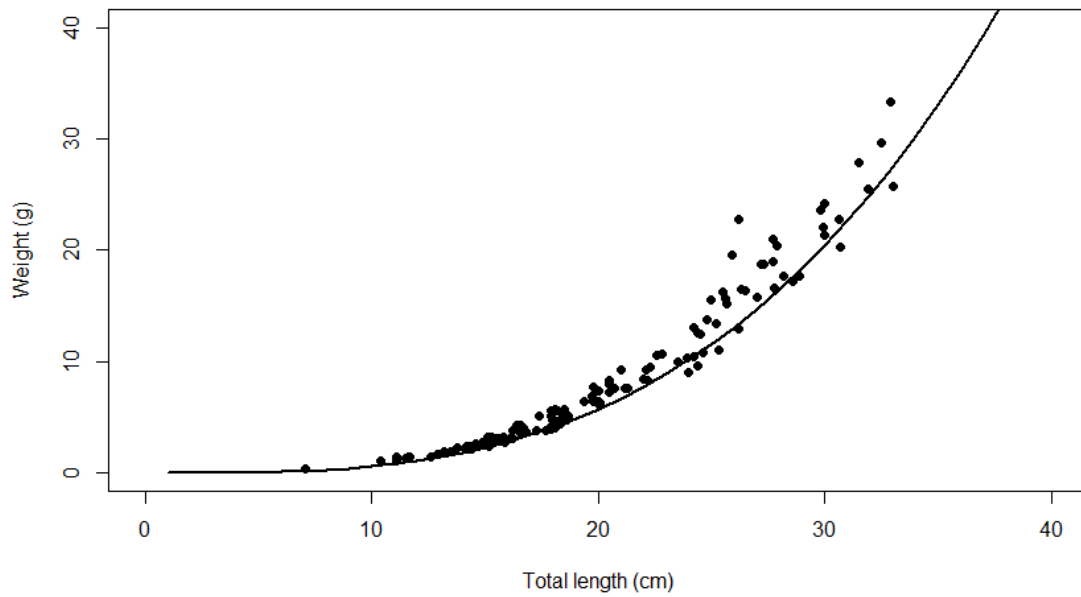


圖十五、小鰭鰭尾鯉全部樣本 T_{GC} 輪寬時序變化圖 (10 輪為間距)
 (a) 31-40 天；(b) 41-50 天；(c) 51-60 天；(d) 61-70 天。



圖十六、小鰭鰭尾鯻全部樣本 T_{GC} 輪寬時序變化圖 (20 輪為間距)

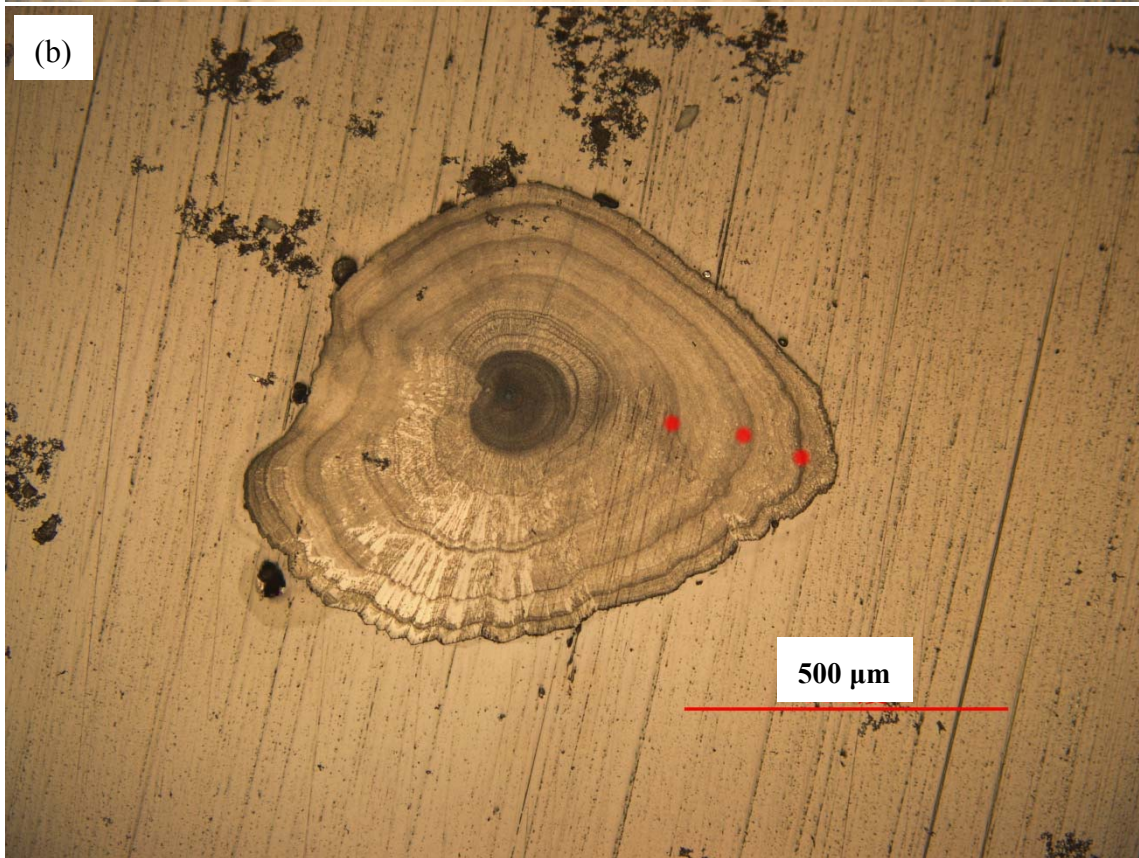
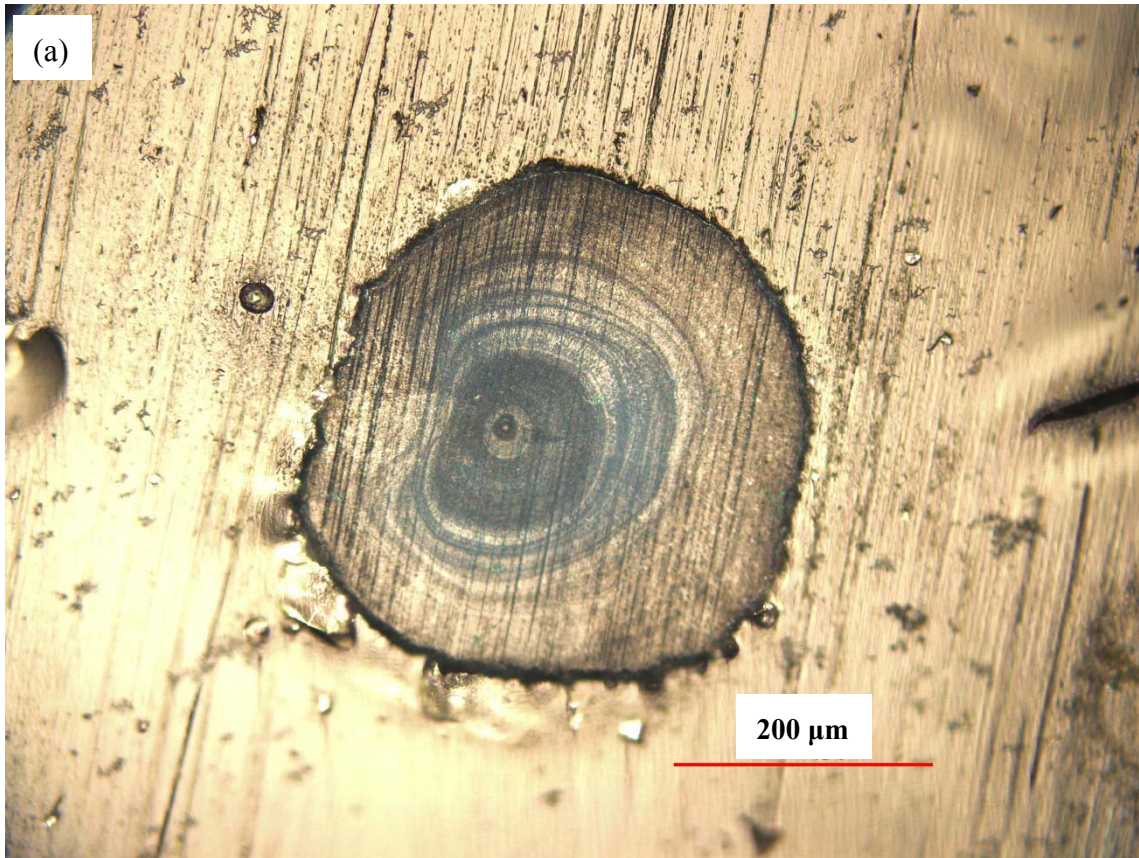
(a) 31-50 天；(b) 51-70 天。



圖十七、臺灣地區小鰭鰭尾鯿體長體重關係圖

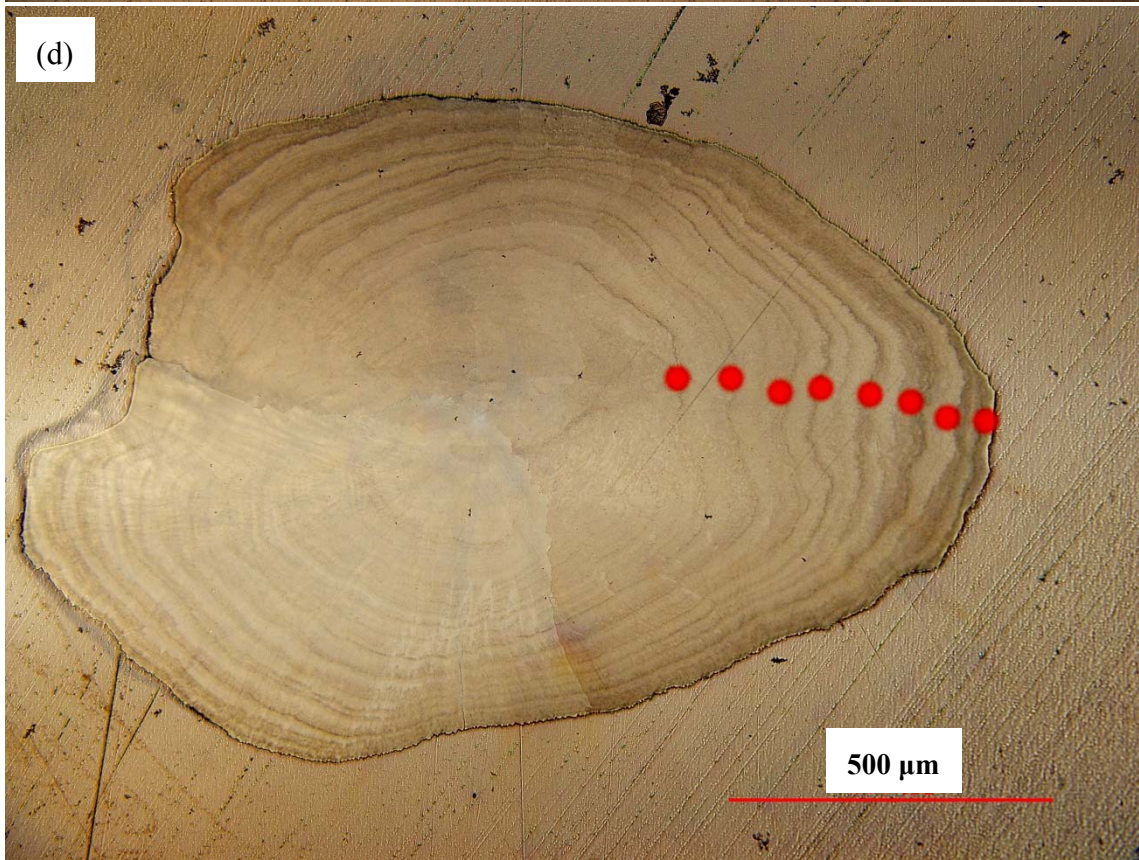
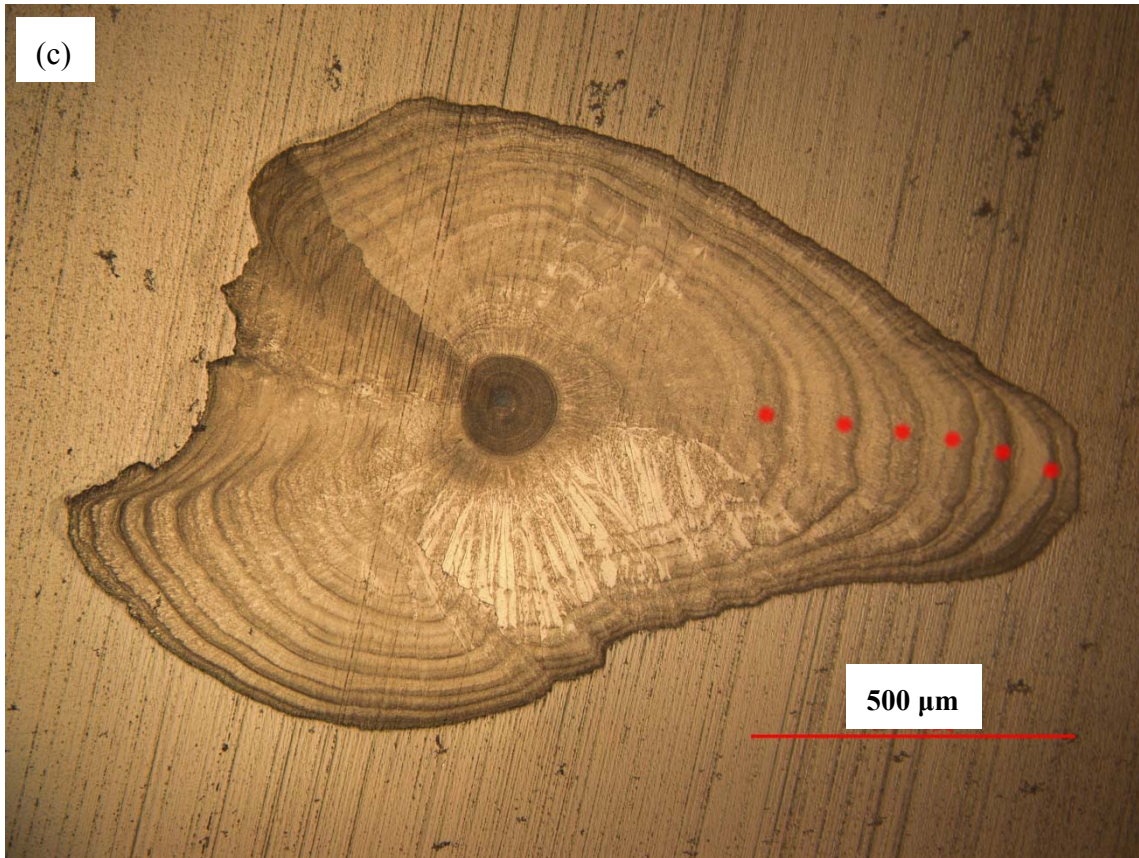
臺灣地區小鰭鰭尾鯿樣本，扣除 1 尾酒精標本後共 122 尾，體長體重關係式為

$$BW = 7.83 \times 10^{-4} \times TL^{3.02} (r^2 = 0.96)。$$



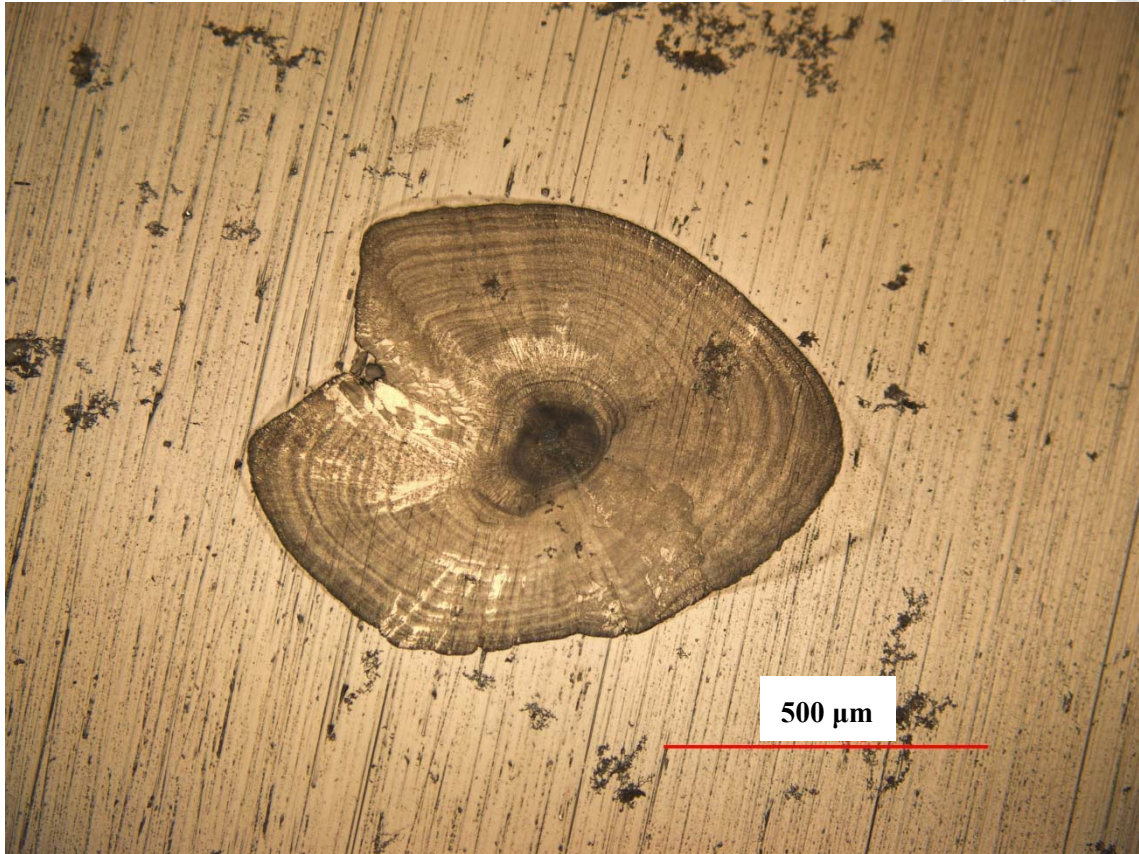
圖十八、小鰭鰭尾鯨耳石年輪結構

(a) 0 輪；(b) 3 輪；(c) 6 輪；(d) 8 輪。



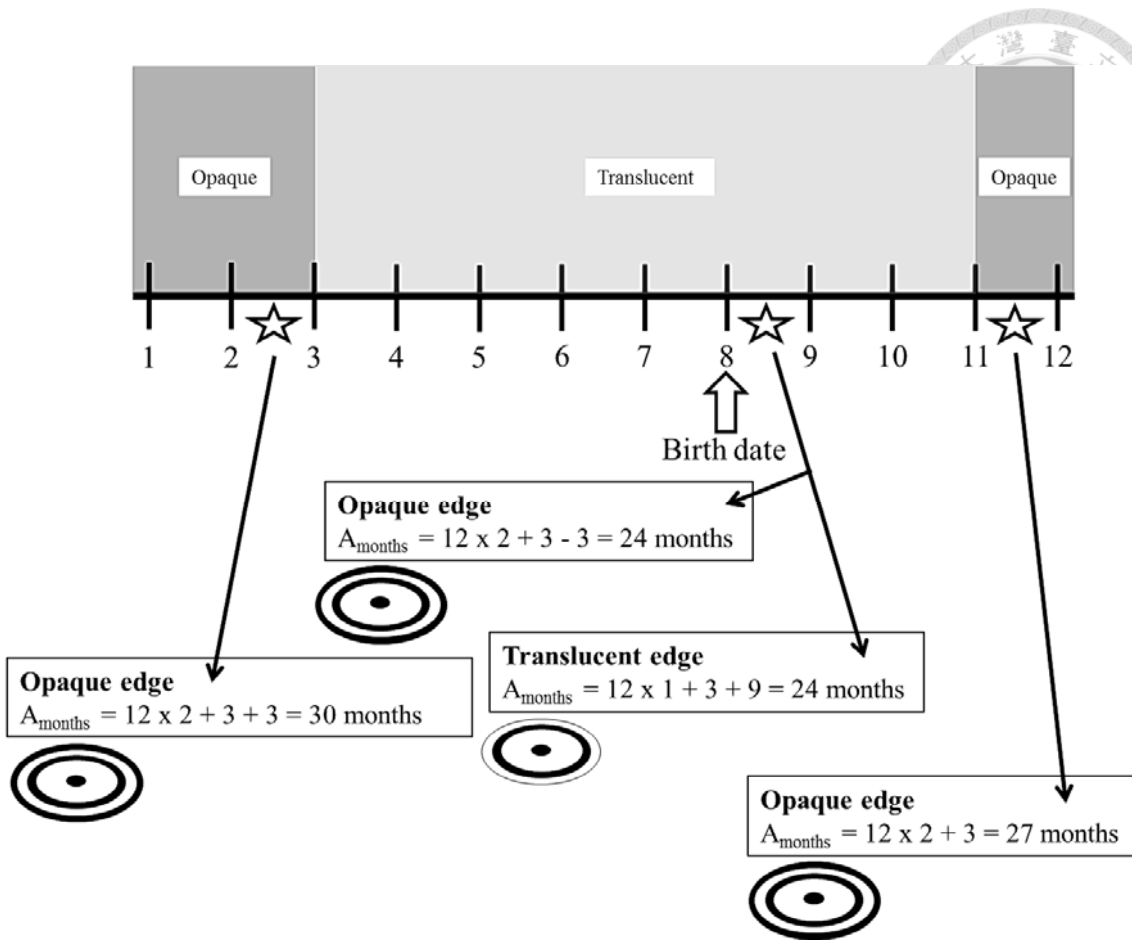
圖十八 (續)、小鰭鰭尾鯉耳石年輪結構

(a) 0 輪；(b) 3 輪；(c) 6 輪；(d) 8 輪。



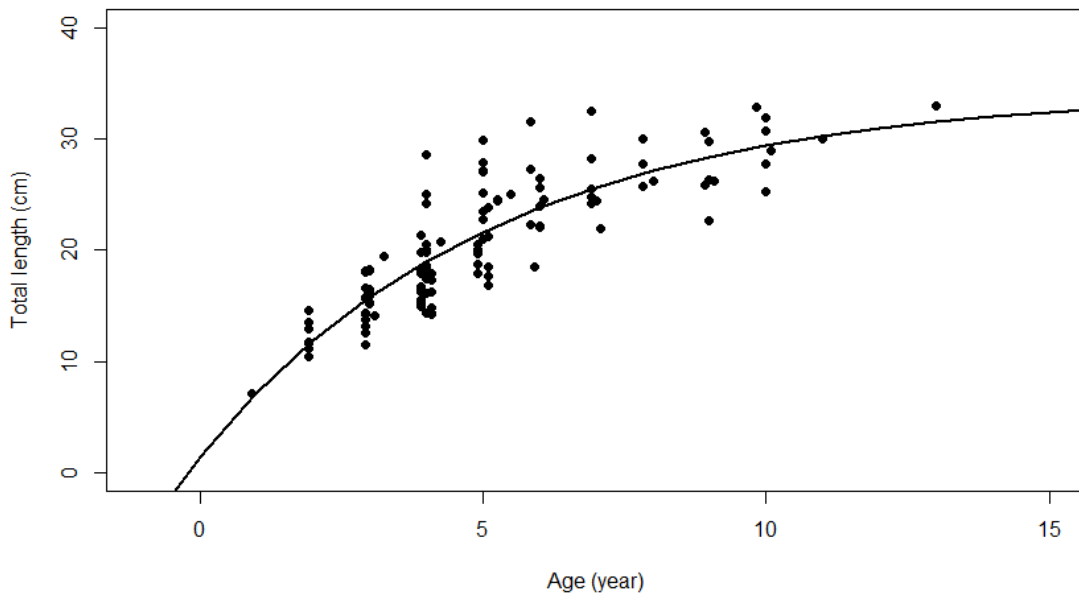
圖十九、菲律賓巴迪安 (BD) 小鰭鰭尾鯪耳石結構

菲律賓樣本的年輪構造不是非常清楚，常有許多連續或不連續的細輪交互出現以致難以判讀，推測可能在低緯度地區海水溫度四季變化不明顯，導致年輪沉積也不清楚。



圖二十、小鰭鰭尾鯻年齡判讀示意圖

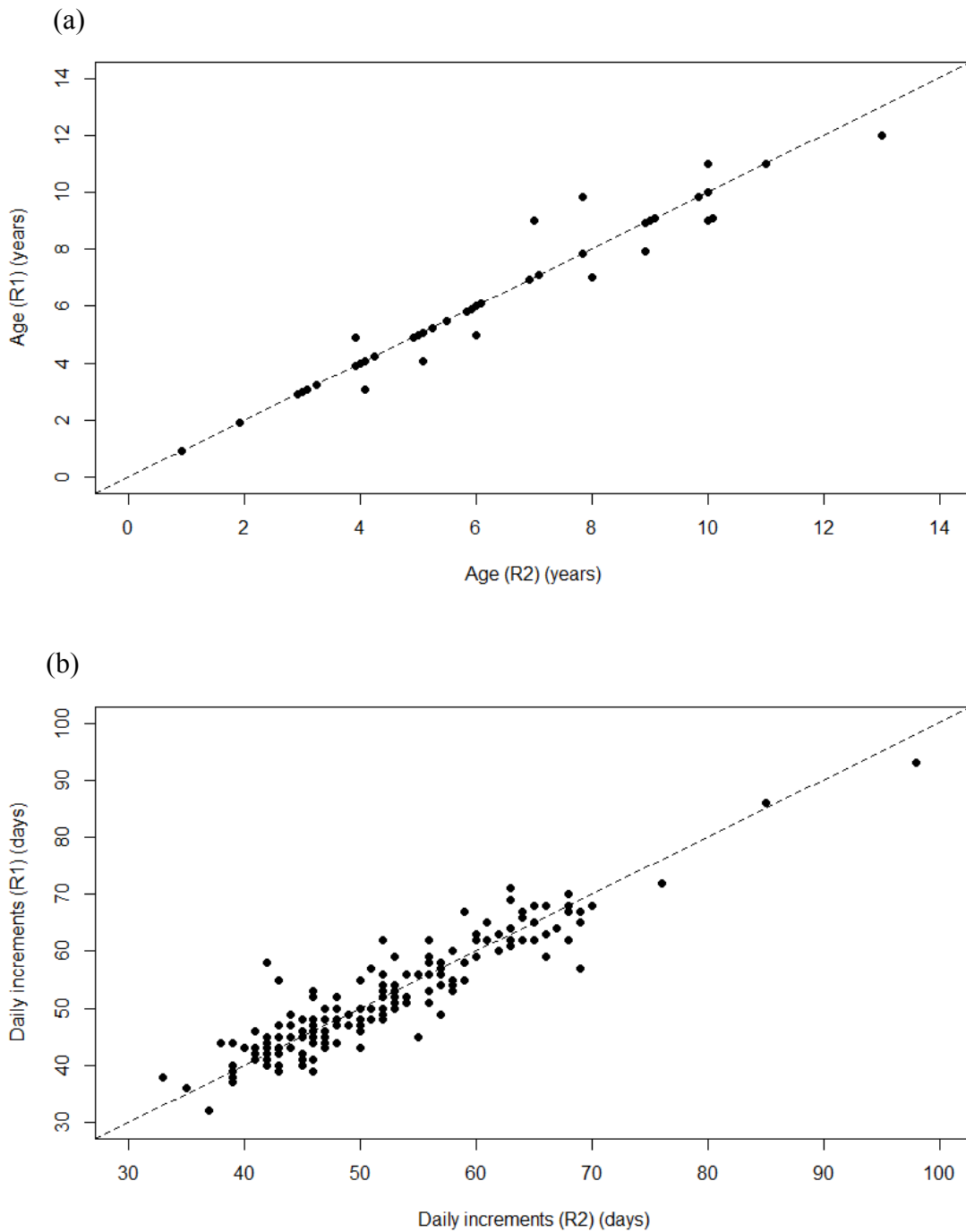
假設小鰭鰭尾鯻於 8 月孵化，11 月耳石形成暗帶，將不同月份所捕捉的樣本年齡校正至月之示意圖。星號代表樣本的捕捉月份，同心圓圖代表耳石暗帶出現的情況。



圖二十一、臺灣地區小鰭鰭尾鯿之成長曲線

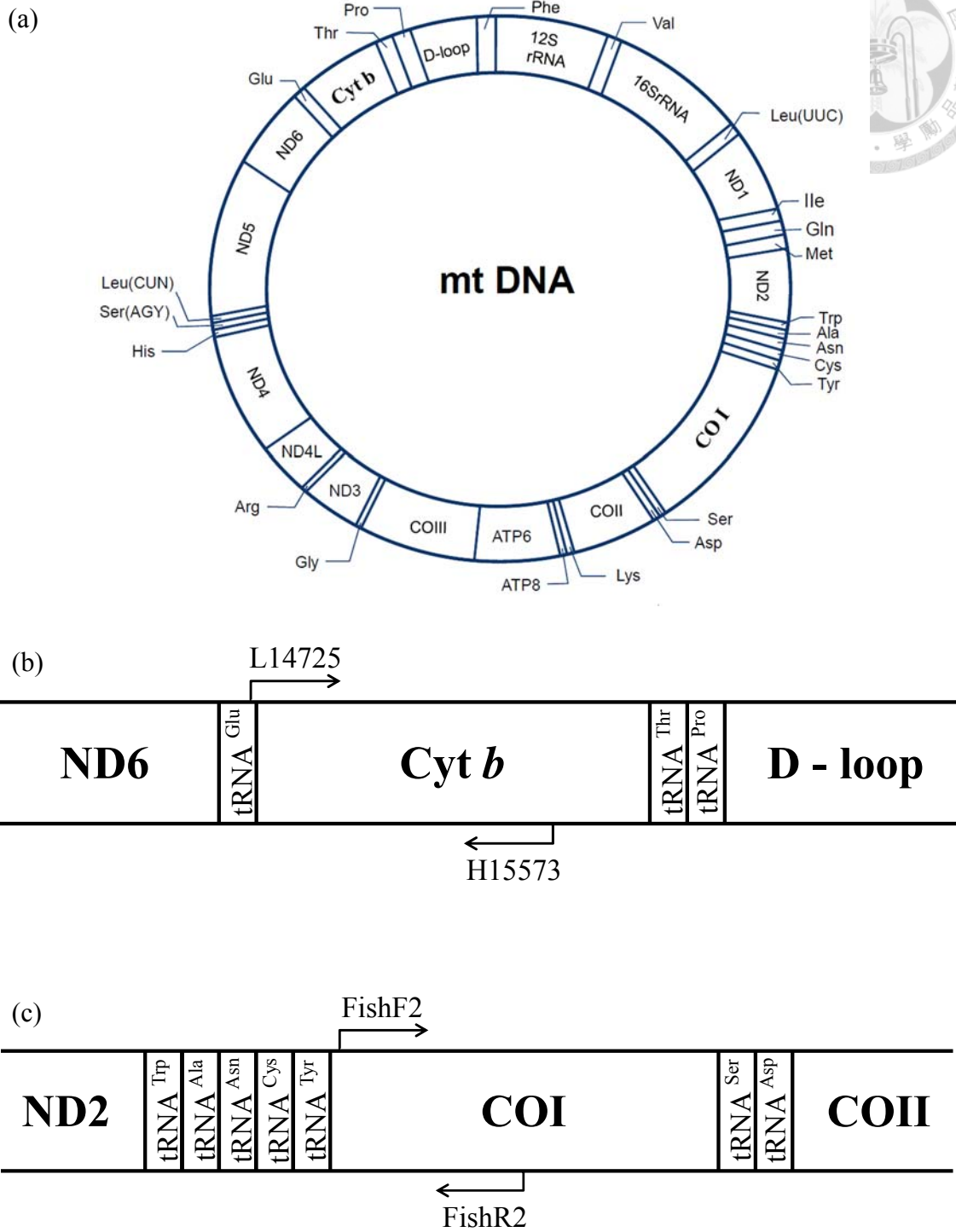
利用臺灣地區 123 尾小鰭鰭尾鯿樣本所建構之 VBGE 成長方程式。結果為

$$L_t = 34.26 \times (1 - e^{(-0.191(t+0.221)}))$$



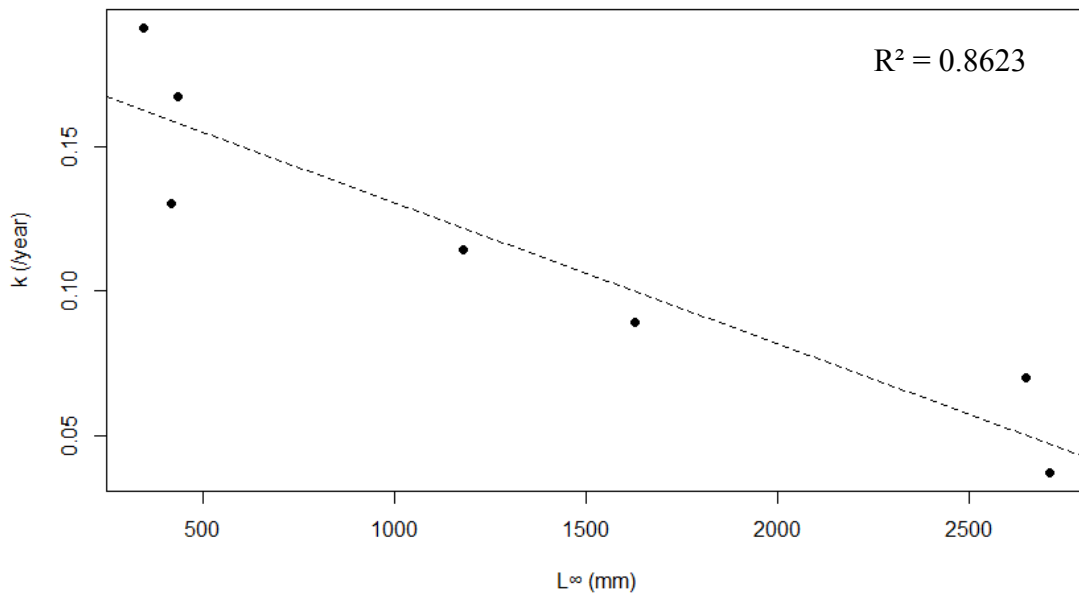
圖二十二、小鰭鰭尾鯷第一次與第二次讀輪結果比較圖

兩次讀輪結果比較圖 (age-bias plot)，縱軸的 R1 代表第一次判讀的結果；橫軸的 R2 則為第二次判讀的結果。(a) 年輪判讀結果:共 123 尾， $APE = 0.98\%$ ， $CV = 1.39\%$ ；(b) 日輪判讀結果:共 175 尾， $APE = 2.66\%$ ， $CV = 3.76\%$ 。



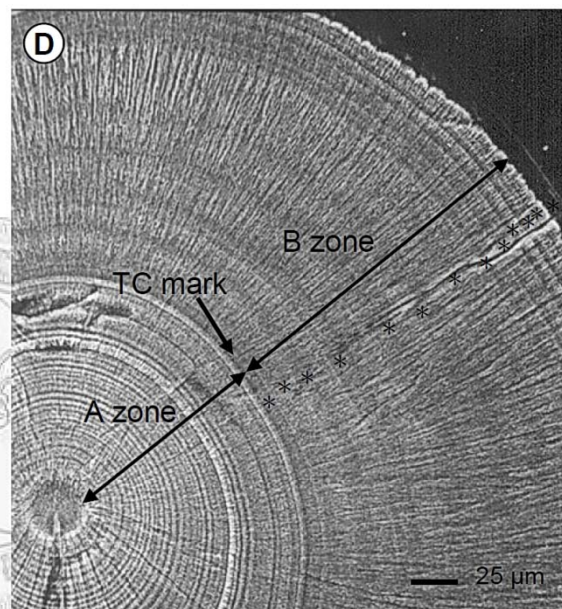
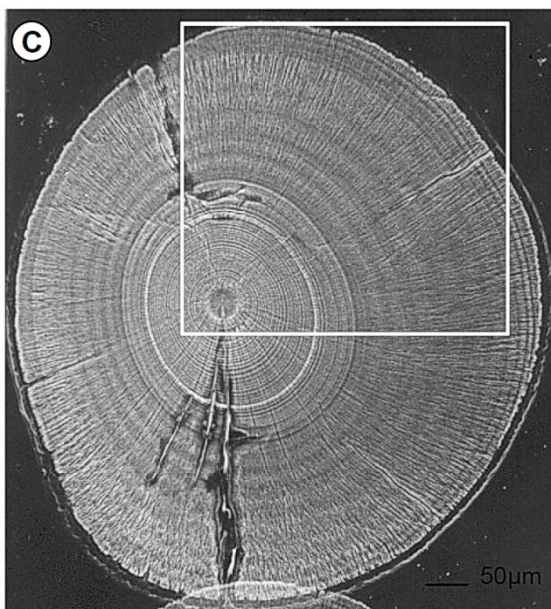
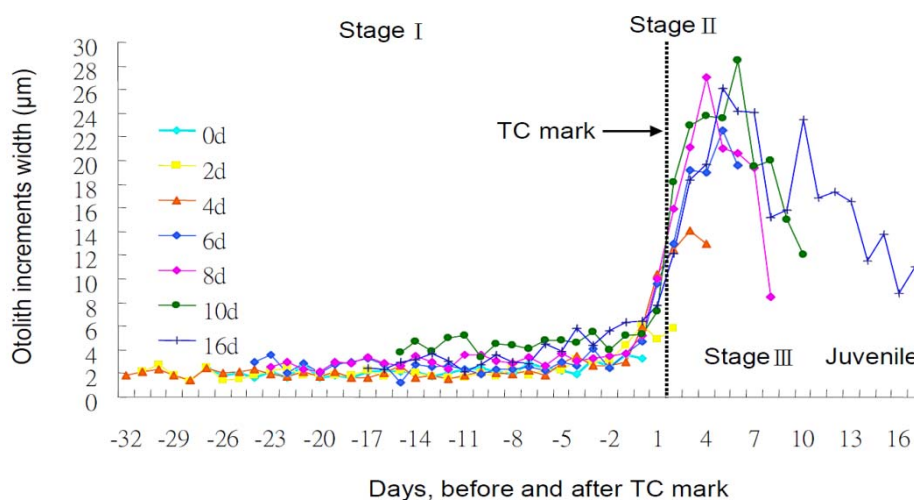
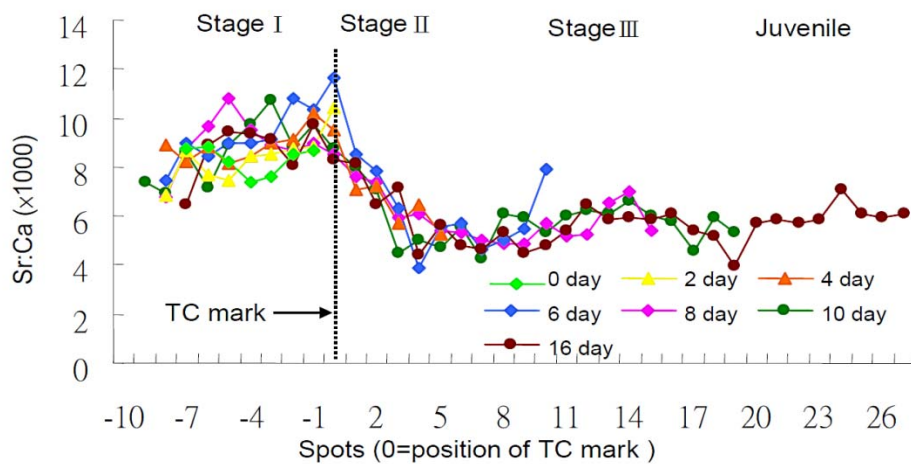
附錄一、鯪科魚類 (*Muraenidae*) mtDNA 及引子增幅片段示意圖

(a) 鯪科魚類全段 mtDNA (羅, 2009); (b) *cyt b* 基因引子增幅片段; (c) *COI* 基因引子增幅片段。

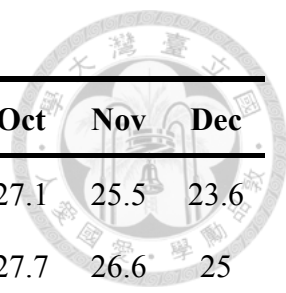


附錄二、鰻形目物種成長方程式 (VBGE) k 與 L_{∞} 之關係

關係式包含小鰭鰻尾鯧 $L_{\infty} = 34.26 \text{ cm}$, $k = 0.191 \text{ yr}^{-1}$; 歐洲糯鰻 (*Conger conger*) $L_{\infty} = 271 \text{ cm}$, $k = 0.037 \text{ yr}^{-1}$; $L_{\infty} = 265 \text{ cm}$, $k = 0.07 \text{ yr}^{-1}$; 雲紋裸胸鯧, 雄鯧 (*Gymnothorax chilospilus*) $L_{\infty} = 43.3 \text{ cm}$, $k = 0.167 \text{ yr}^{-1}$, 雌鯧 $L_{\infty} = 41.6 \text{ cm}$, $k = 0.13 \text{ yr}^{-1}$; 日本鰻鱺 (*Anguilla japonica*) $L_{\infty} = 117.8 \text{ cm}$, $k = 0.114 \text{ yr}^{-1}$; 澤生鯧 (*Muraena helena*) $L_{\infty} = 162.7 \text{ cm}$, $k = 0.089 \text{ yr}^{-1}$ (Sullivan et al., 2003; 張, 2009; Correia et al., 2009; Lin and Tzeng., 2009; Matić-Skoko et al., 2011)。



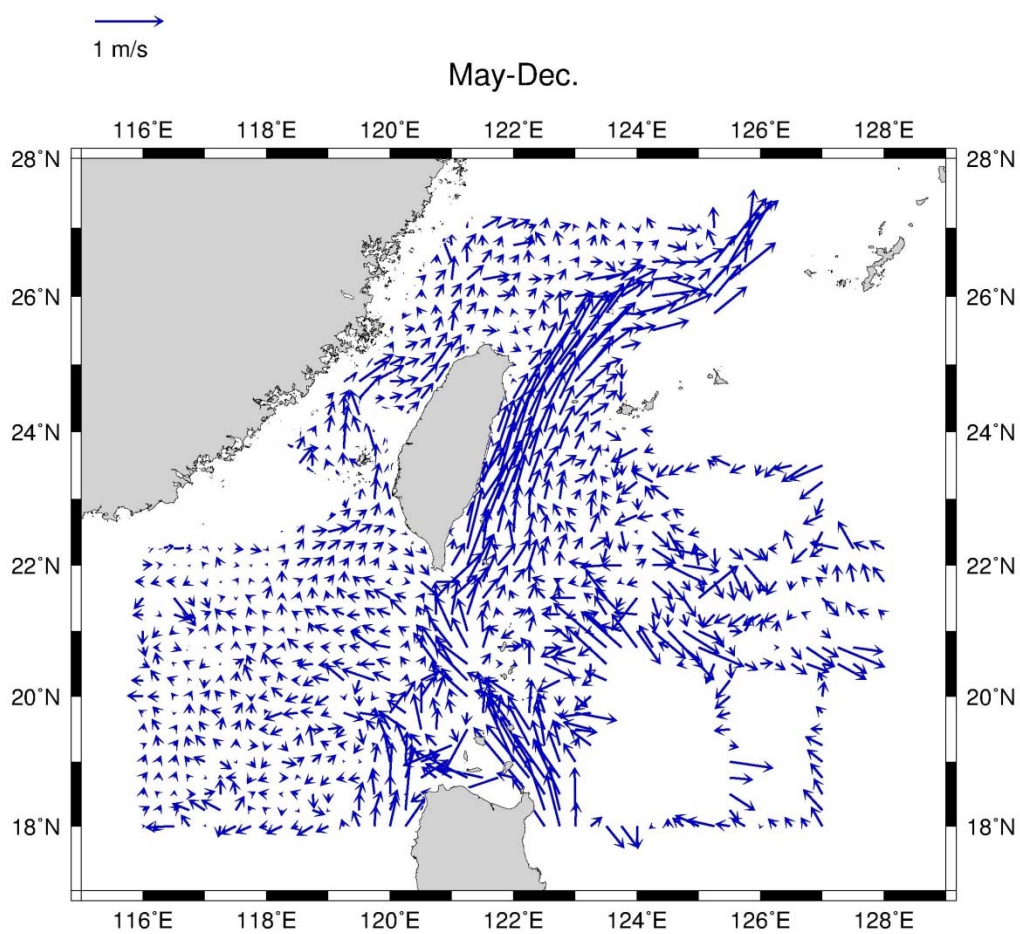
附錄三、大海鯰 (*Megalops cyprinoides*) 狹首幼生變態時耳石之微細結構與微化學
 大海鯰開始變態後 (進入 Stage II, B zone) 耳石輪寬由 2.81 μm 急遽增加為最大值
 23.32 μm ，同時伴隨 Sr/Ca 的大幅下降與狹首幼生體長的急遽縮減 (陳，2004)。



	May	Jun	Jul	Aug	Sep	Oct	Nov	Dec
Itoman (Okinawa, Japan)	24.6	26.6	28.1	28.7	28.1	27.1	25.5	23.6
Taitung (Taiwan)	27.7	28.4	28.9	29.1	28.5	27.7	26.6	25
Guihulñgan (Philippines)	29.4	29.8	29.4	28.9	29.1	29.3	29.2	28

附錄四、日本、臺灣及菲律賓地區 5 – 12 月之平均海表面水溫 (°C)

資料來源: Global Sea Temperature (<http://www.seatemperature.org/>)。



附錄五、歷年臺灣周圍海域5月至12月50m以淺平均海流流向及流速圖

統計年份為1991-2012年，資料來源為科技部海洋學門資料庫。