

魚兒求生六技

魚類的六大感官有什麼功能？
牠們如何運用這些感覺器官在水中求生？

撰文／嚴宏洋

魚 的種類十分豐富，約有 2 萬 6000 種，約佔脊椎動物種數目的一半，而魚類的棲息地也相當多樣，在深達 1 萬 1000 公尺的太平洋馬里亞納海溝，或在海拔高達 3200 公尺的中國青海湖，都可找到魚類的蹤跡；有些魚類可以生活在沿海地區高溫 38°C 的潟湖裡，有些魚類卻可優游於南、北極的零下低溫水域裡。

魚類的棲地如此多變，因此牠們面臨各種環境帶來的天擇壓力，研究魚類感覺生理的學者經過長久的研究後發現，魚類主要是依賴聽覺、側線覺、視覺、嗅覺、味覺以及電覺這六大感覺系統，來偵測環境中同種、異種魚類或各種訊號，以確保個體的生存以及種族的繁衍。

以海鮮餐廳常見的砂鍋魚頭這道菜的主

角「鯉魚」為例，鯉魚是鯉科中的一種淡水魚，在牠兩眼後上方的頭顱內各有一個內耳（見左下圖），內耳裡分佈許多聽覺細胞，會透過與「耳石」（鈣化組織）的相互作用來感受水中的聲音。許多魚類在求偶或捍衛領域時，會發出聲音以取得異性的青睞或嚇退入侵者，因此具有良好的聽力，是魚類要活存下去所不可或缺的。

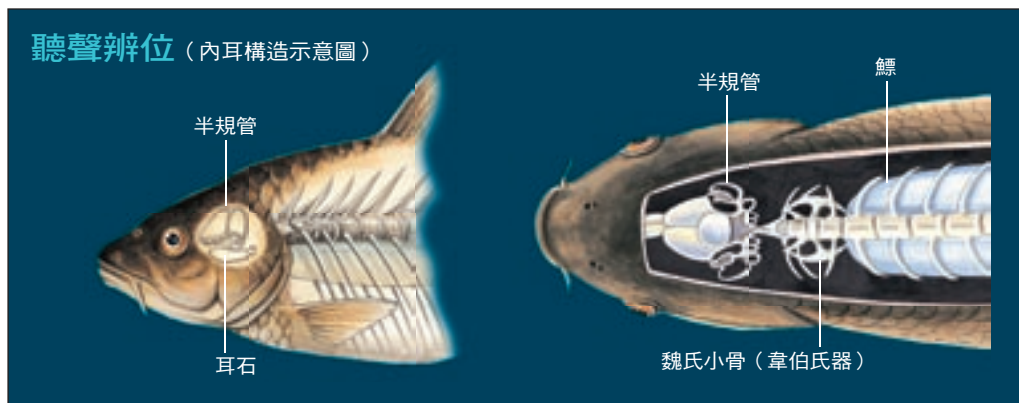
接收水中的音波

科學家研究發現，若按照魚類聽覺能力的好壞來區分，可分為聽覺特化型與普通型兩大類。聽覺特化型的代表種類為鯉魚及鯰魚（都是屬於骨鰾魚類），牠們的聽覺音頻範圍可以從 200 赫茲（Hz，每秒的週波數）到 8000 赫茲，而最靈敏的聽覺閾值約在 60 分貝左右。聽覺普通型的代

關於作者

嚴宏洋 美國德州大學奧斯汀分校動物系博士，曾任美國肯塔基大學生物系副教授，目前為中研院細胞與個體生物學研究所研究員、台灣大學漁業科學研究所合聘教授，研究主題為水生動物的感官神經生理學的基礎與應用。從事魚類感覺神經生理研究超過 20 年，並研究過 100 多種魚類的感覺神經生理及行為。

聽聲辨位（內耳構造示意圖）



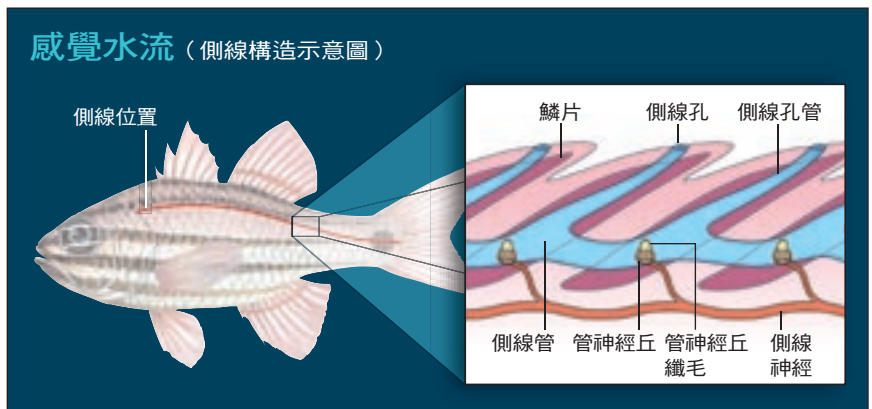
表如吳郭魚的鯛類，牠們的音頻範圍局限於200~1000赫茲，而最靈敏的聽覺閾值則高達90分貝以上。

聽覺特化型的魚類之所以有較好的聽覺，主要是透過一串由脊椎骨特化的小骨連接內耳與氣鰾，當氣鰾裡的氣體受到穿透身體的音波而壓縮及膨脹後，會產生共振波，經由連接的小骨傳送到內耳；沒有這種助聽構造的魚類，聽力就較差。

1998-2000年間，我在美國肯塔基大學帶領的研究團隊，開發出一套「聽覺腦幹激發腦波」的測試方法，對上述的骨鰾魚類之所以有較好的聽覺能力，首次提供了解剖結構與電生理功能相關性的證據。當魚耳內的感受細胞聽到聲音後會產生電流訊號，這些訊號會沿著分佈在腦幹上的聽覺網絡系統，上傳到中腦區進行解析。這套測試方法的好處在於我們只要看是否能產生聽覺腦波，就可知道魚兒是否能聽到某一波長和音壓的聲音；而且這個測量的方法所需要的時間很短，受測試的魚兒只需進行短暫的麻醉，不會造成傷害的，這套方法已經成為國際上研究魚類聽覺生理的標準程序。

感覺水壓與流速變化

魚體的左右兩側各有一條稱為「側線」的線狀結構（見右上圖），在顯微鏡下看，這類構造其實是鱗片上連串開口造成的視覺效果。開口下方連接著水管狀的構造，管內分佈有「管神經丘」，由於開口可允許水流的進出，因而管狀神經丘的功能是在偵測管內外壓力的差異，從而感知魚體周遭水壓的變動。另一方面，在魚體表的鱗片上也佈滿稱做「自由神經丘」的結構，主要功能為感知水流的速度。透過側線系統對水壓及流速的偵測，魚類可以知道水中低頻震動的來源而採取必要的對應措施，例如，若是水鳥踩水而造成震動，魚兒可做出必要的逃離行動；而底棲生物的蠕動則會吸引魚兒去攝食。



1994年，我與研究生利用鈣離子管道阻斷劑處理鯽魚的側線，並用夜視鏡觀察，我們發現這些鯽魚已經完全喪失了「群游」的能力，證明魚類的側線在夜間「魚類群游」時，扮演了很重要的功能。此外，我的實驗室在1997年發現，雌的立帆摩莉（花鱗魚科的一種）在擇偶時，會偏好雄魚給她側線最大的刺激。由於雄魚在做「求偶展示」時，必須緊貼著母魚做S形的擺動，因而雄魚擺動幅度的大小，會傳遞給雌魚這尾雄魚體力好壞的訊息，因此，側線成為雌魚在擇偶時丈量雄魚身體是否強壯的工具。

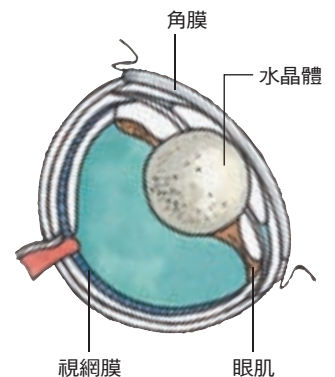
用視覺分辨食物的位置

魚類眼睛的功能跟人類一樣，用來成像和辨別色彩，魚眼睛底部的視網膜（見右下圖）上面分佈有兩種感光細胞，桿細胞負責明暗訊號的解析，而錐細胞的功能則是感受色彩訊號。在我的實驗室裡，我們使用顯微分光譜儀的生物化學反應，以及視網膜電圖的電生理這兩種方法來研究魚類的視覺能力。由於不同波長的色光被水吸收的程度會因深度而異，因而棲息在不同深度的魚類，對不同波長的色光有靈敏度的差異，是項很有趣的研究。

2006年，我們以棲息於清澈河川的粗首鱯（鯉科）、棲息於混濁河口區的豆仔魚（鯊科）以及棲息於沿海的川紋笛鯛（笛鯛科）為材料，研究水中的光環境對魚類視覺能力的影響。結果發現，粗首鱯

魚眼長什麼樣？

（一般魚眼構造示意圖）



漁業資源保育與養殖的應用

魚類感覺神經生理的基礎研究，也可以應用到漁業資源的保育上，例如魚類聽覺生理的基礎研究知識，就已經應用在核能電廠的營運安全管理。2005年起，中央研究院多樣性研究中心教授邵廣昭的研究團隊和我的實驗室合作，以「聽覺腦幹激發腦波」方法，測量容易被汲入核能發電廠冷卻水入水口的14魚種的聽覺靈敏曲線。利用這些資料，我們設計了不同類型的水下噪音在入水口處播放，結果發現，某些噪音可以有效驅離魚類。我們最終目的在於以播放水下噪音的方式，將魚兒從入水口處驅離，以減少魚類因撞擊過濾柵欄而造成不必要的死亡。

此外，魚類嗅覺生理的研究也可應用到魚類養殖產業的應用上。2003年，在我實驗室擔任訪問學者的日本鹿兒島大學水產學部博士安樂和彥，以「電嗅圖」的電生理測定方法，測定肥頭鯽及鯉魚對15種胺基酸及5種化合物的嗅覺反應。同屬鯉科的兩種魚類，因為食性的不同，對這20種化學物質竟有截然不同的反應，我們進而發現，只要在飼料中添加三種嗅覺反應最強烈的胺基酸，即可引誘魚兒來攝食。要是水產飼料製造業者也能藉此開發適當的飼料誘引劑，一定可節省飼料開發成本。

台灣東北角海域盛行的燈火漁業，夜間在船上及船邊的水體，點燃高達

數萬燭光的水銀燈，利用魚類的趨光性誘捕魚類。在我實驗室擔任過研究助理的中央研究院多樣性研究中心的邵奕達曾經研究發現，仔、稚魚若曝曬在這種強光之下超過10分鐘，就會造成視網膜上感光細胞受損，瞎了眼的仔、稚魚只有死亡一途。漁民雖然捕捉到了所需的經濟魚種，但同時也造成了沒有選擇性的誤殺，犧牲了日後可成為有經濟價值魚類的仔、稚魚。漁業署應該透過研究計畫的資助與研究者合作，了解某些經濟魚種特別敏感的色光波長及強度，從而規定漁民作業時可以使用的聚魚燈波長及強度，透過選擇性的漁法，以保護漁業資源。

除了對紅、綠、藍這三原色很敏感外，還可以感受到紫外光。由於粗首鱨只棲息於清澈溪流的表層水域，因而來自陽光的紫外光仍可穿透水流，可被粗首鱨感受到，對粗首鱨而言，能感受到紫外光的好處是可增加攝食的生物種類（如水生昆蟲）與背景光環境的對比，從而容易分辨餌料生物的所在。

而豆仔魚卻只有紅、綠、藍這三原色的色覺，缺乏對紫外光敏感的錐細胞，主要是河口地區混濁的水中充滿有機及無機的懸浮粒子，會將紫外光散射或吸收，豆仔魚因而演化出不會感受紫外光的眼睛。

川紋笛鯛在幼魚期（體長約3.5公分）時，對綠光及紫光很敏感；然而一旦成長到成魚期（體長約8.2公分），就只對藍光及紫光敏感，對綠光的敏感度相對的減弱了。這種最大吸收波長由513奈米（綠光）向較短波長492奈米（藍光）移動的視覺生理變化，稱為「光譜位移」。這種位移現象的發生，主要是幼魚在表層海域成長時的水體，仍有許多綠光可穿透，因而幼魚對綠光很敏感；然而隨著魚體的成長，川紋笛鯛開始向深水域移動，由於綠光無法穿透超過100公尺的深度，只剩藍光可達100公尺以下的水體，因而川紋笛鯛做了很美妙的「光譜位移」生理適應，以應付環境加諸在牠們身上的天擇壓力。

聞香而來（嗅囊構造示意圖）



用嗅覺覓食、擇偶、避敵

魚的頭部吻端兩邊，各有一個具前、後開口的鼻腔（見左圖），鼻腔內有感覺表皮，上面則佈滿了負責嗅覺作用的嗅覺細胞。魚類就是靠著這些嗅覺細胞偵測水體中餌料生物的所在，或是同種異性間所釋放的性費洛蒙，做為擇偶時判定的依據。

許多鯉科魚類在皮膚上分佈有「棒狀細胞」，當表皮因受獵食者攻擊而受傷時，儲藏在「棒狀細胞」內的化學警告物質就會釋放出來，在鄰近水域的同種魚類可以用鼻腔內的嗅覺細胞，偵測到同伴受傷時釋放出來的化學警告物質，從而採取必要的避敵行為。

2003年時，我的研究生想知道在美國肯塔基州東邊採礦洗煤後酸化的溪水，會如何影響肥頭鯽的嗅覺反應，因而以pH值為6、5、4的酸化溪水，各灌流肥頭鯽鼻腔10分鐘後，再以「電嗅圖」的電生理測定方法，量取牠們對同種魚的化學警告物質的反應程度。結果發現，鼻腔一旦被pH4的溪水灌流10分鐘後，就完全失去嗅覺的功能，由此可見酸雨可能對水族魚類的負面影響。

魚也有味蕾！

魚口腔周圍分佈許多的味蕾細胞（見右上圖），負責偵測味覺，更奇特的是有些魚類（例如鯰魚）在皮膚上也分佈許多的味蕾細胞，研究者推測這應該與鯰魚類絕佳的味覺能力有關。不過，在魚類感覺能力的研究上，有關味覺能力的研究是最少的，因而我們對魚類味覺能力所知有限。

1982年暑假，我在德州與俄克拉荷馬州交界的德梭瑪湖做實驗，需要以鯰魚做為材料，但因釣不到這魚所苦，有一天，釣魚行老闆告訴我，只要在做為釣餌的雞肝上噴一層防鏽的WD-40油，就可釣到想要的鯰魚。我在半信半疑之下如法泡製，果然那天晚上拉魚拉到手軟。如今我還是不了解，防鏽油到底是刺激了鯰魚的味覺還是嗅覺？這個謎題至今仍未解開。

接收同伴的電訊號

土虱魚的頭部及腹部前半部的兩側皮膚上，分佈許多開孔很小的結節狀電覺受器（見右下圖），功用就像鯊魚吻端的電感受器一樣，都是用來偵測環境中活體動物

產生的電場，以協助覓食或躲避敵害。

所有鯰科魚類都擁有結節狀電覺受器，這是一種被動式的電場偵測系統，但是電鰻目（分佈於中南美洲）和象鼻魚亞目（分佈於非洲）這兩大類的魚，則透過特化的肌肉或神經組織，在尾柄的部位產生可以釋放電流的電細胞。在經由腦部的節拍器控制並由動作神經的協調下，所有的電細胞可以同時放電，將電流送到體外。

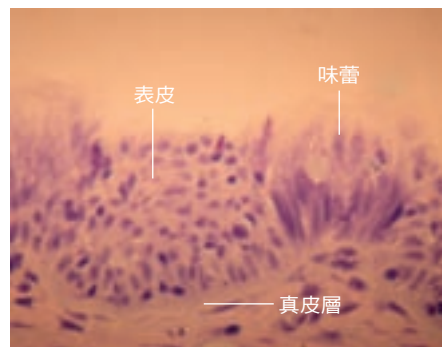
這種以主動的方式產生體外電場的好處，在於這些能產生弱電場（約僅10-20毫伏特）的魚，就像配備了一個隱形的攜帶式雷達。環境中可導電的物質（如金屬或生物）以及不可導電的物質（如石頭或樹幹），對電場所能產生的干擾必然有所不同，這些弱電魚兒可藉由電場變動的程度，做出逃避或攝食的動作；而電訊號的多樣性也是種內雌、雄辨別、社會順位競爭、領域保衛以及種間識別的重要訊號。

1997年，來自加拿大的博士後研究員威斯登（Brian Wisenden，目前是明尼蘇達州立大學副教授）和我在無意中發現，弱電魚在被獵食者追殺時，放電頻率瞬間會增高3~4倍。當我們把這些有驚嚇反應的放電訊號，持續播放到沒有獵食者存在的水族缸中，約兩分鐘後，缸裡的弱電魚都開始表現鑽沙的躲避敵害行為，我們把這種反應命名為「電氣警告訊號」，它的作用與化學警告訊號很相似。

台灣從事魚類感覺神經生理研究的研究者相當少，已經從海洋大學漁業系退休的周耀傑和黃寶貴教授是早期的拓荒者；目前任教於中山大學的莫顯蕃教授，在雀鯛和蝦虎魚類發聲的種類和相關求偶及領域保衛行為學上有很深入的研究，也培養了不少這領域的研究人員。

台灣約有2600種魚類，約佔全世界魚類的1/10，是從事魚類感覺神經生理研究的絕佳環境，如果能有更多的年輕朋友加入研究行列，一定能對魚類感覺神經生理研究做出更新、更好的發現。

魚類味蕾組織切片



感覺電流

（結節狀電覺受器構造示意圖）

