

血清動素與魚類社會階級的關係

許晉榮

台南分所

一、前言

許多動物的社會中都有階級現象(dominance hierarchy 或 social hierarchy)，魚類亦然。在一些常見的魚類，如鮭科(Salmonidae)、慈鯛科(Cichlidae)、雀鯛科(Pomacentridae)等，都可以發現階級現象的存在。所謂階級現象，是指一群動物經由攻擊-屈服(aggression-submission)的關係所造成的社會階級排列，更簡單的說，就是一群動物經過爭鬥後，分出老大、老二以至老么一連串的階級順序。

大致上來說，在魚群中，高階魚(dominant)往往攻擊性較強，活動性較高，攝食較多，長得也比較快；低階魚(subordinate)則反之，不僅攻擊行為被抑制，活動性較低，攝食較少，長得也比較慢。事實上，低階魚似乎處於一種長期緊迫(chronic stress)的狀態下，以致不論是間腎(interrenal)的活性，或是血中皮質醇(cortisol)的濃度，均比高階魚高。近年來在神經學方面的研究更發現，低階魚腦中血清動素系統(serotonergic system)的活性通常也較高階魚高，這可能與低階魚類的多種行為抑制及緊迫反應有密切的關係。本文嘗試針對魚類腦中血清動素系統與社會階級的關係加以探討。

二、魚類腦中的血清動素系統

在脊椎動物腦中，分泌血清動素(serotonin 或 5-hydroxytryptamine, 5-HT)等單胺類的神經

元(monoaminergic neuron)的數目雖然不多，但它們所扮演的生理調控角色卻相當的重要。血清動素源自食物中的色胺酸(tryptophan)，它經血腦屏障(blood-brain-barrier)上的攜帶蛋白(carrier)送入脊椎動物腦部後，在分泌血清動素的神經元中經酵素的作用成為血清動素。含有血清動素的神經元在接受刺激後，會將血清動素分泌至突觸接縫(synaptic cleft)，與細胞膜上的血清動素受器(receptor)結合，產生作用。作用完後的血清動素或由分泌的神經元回收，待下次再分泌使用，或被酵素代謝分解掉。在哺乳類或魚類腦中，血清動素主要的代謝最終產物都是 5-hydroxyindoleacetic acid (5-HIAA)(見圖 1)，因此 5-HIAA/5-HT 常被當作是測量血清動素神經元分泌活性的一種指標。含血清動素的神經元在脊椎動物腦中的分佈有很高的保守性，大抵上其神經元本體(cell body)多集中在腦幹(brain stem)中線的 raphe nuclei 區。在魚類，含有血清動素的神經元本體除了在 raphe nuclei 區外，在視丘(thalamus)腹側及下視丘(hypothalamus)也有。雖然這些血清動素神經元本體在腦中所佔部位並不是很多，但其軸突卻廣泛地散佈在腦中各部位(Winberg and Nilsson, 1993)。

三、血清動素與魚類社會階級的關係

魚腦中血清動素活性與社會階級之間的關係，最早是 Winberg 等人在北極斑鮭(Arctic charr, *Salvelinus alpinus*)所發現。Winberg et al.

(1991)先以攻擊行為的多寡來界定北極斑魴的社會階級，他們發現低階魚頂腦(telencephalon)及腦幹的血清動素含量與高階魚間並沒有太大的差異，但 5-HIAA 含量與 5-HIAA/5-HT 均高於高階魚。Winberg et al. (1992)又將已建立社會階級的斑魴重新打散、分組，發現斑魴腦中 5-HIAA/5-HT 的高低，只與新階級相關，而與舊階級並不相關。因此，他們認為低階斑魴腦中血清動素活性的增加是由其社會階級所誘發。

Winberg et al. (1993)在虹鱒同樣也發現低階魚頂腦及腦幹的 5-HIAA/5-HT 高於高階魚。此外，Winberg and Lepage (1998)也發現低階虹鱒血中皮質醇及腦下腺的 pro-opomelanocortin (POMC, 為 ACTH 及 α -MSH 的前驅蛋白。ACTH 及 α -MSH 均可刺激腎上腺分泌皮質醇) A、B 的 mRNA 表現同樣較高階魚及對照組高(獨立馴養，不與其他魴魚接觸)。經由相關度檢測顯示，低階虹鱒血中皮質醇濃度上升與下視丘及腦幹的 5-HIAA/5-HT 上升有極顯著的相關，但與頂腦的 5-HIAA/5-HT 的上升卻沒有顯著的關係。因此，Winberg and Lepage (1998)提出一個假說，他們認為低階虹鱒腦中下視丘區所分泌的血清動素，可能是經由下視丘-腦下腺-間腎這條神經內分泌軸造成緊迫反應。此外，雖然低階虹鱒頂腦的 5-HT 神經元活性上升與血中較高的皮質醇濃度沒有直接的關係，但由於魚類的頂腦區已被發現與攝食、攻擊行為及感覺有關，所以 Winberg and Lepage (1998)認為頂腦區所分泌的血清動素可能涉及包括攻擊在內的某些行為的抑制。除了魴魚類外，在其他存在社會階級的雀鯛科及慈鯛科魚類，也都已發現低階魚腦中的血清動素活性顯著高於高階魚的現象(Winberg et al., 1996, 1997)。事實上，低階動物腦中的血清動素活性高於高階者的現象，也見於多種哺乳類，顯示此種神經對行為的調控機制在脊椎動物的演化上有極高的保守性。

四、其他生物胺與魚類社會階級的關係

除了血清動素外，魚類腦中其他的單胺類也被發現與社會階級有關，尤其是多巴胺(dopamine, DA)。Winberg et al. (1991)在北極斑魴發現，高階魴魚端腦的多巴胺代謝物 homovanillic acid (HVA)高於低階魚，但多巴胺含量及 HVA/DA 並未高於低階魚。此外，Winberg and Nilsson (1992)以 10 ng/kg 多巴胺前驅物 L-Dopa 投餵北極斑魴，發現可以使餵食魚腦中另一類多巴胺代謝物 3, 4-dihydroxyphenylacetic acid (DOPAC)相對於多巴胺的比例(DOPAC/DA)增加，且攻擊行為也會增加，因此往往成為高階者。在 Winberg and Lepage (1998)的實驗中，高階斑魴腦部的 5-HIAA/5-HT 與單獨馴養的對照組值相近，顯示高階斑魴腦部的血清動素活性沒有改變，因此腦部多巴胺系統的活化可能是促進高階斑魴攻擊行為增加的主因。然而 Munro (1986)卻發現，對慈鯛科魚類 *Aequidens pulcher* 注射多巴胺的類似物 apomorphine 及拮抗物 chlorpromazine，同樣都可以增加攻擊行為。因此，多巴胺真正的功能尚待進一步之釐清。

五、結語

由目前 Winberg 等人的實驗結果顯示，低階魚腦中的血清動素系統可能會經由某些神經內分泌系統影響其行為。但此神經內分泌系統不一定是像在魴魚一樣，是下視丘-腦下腺-間腎軸，在慈鯛類 *Haplochromis burtoni*，由於雄魚社會階級的轉變牽涉到生殖行為，所以在此種魚類，血清動素系統可能是透過下視丘-腦下腺-性腺軸產生作用(Winberg et al., 1997)。多巴胺的角色也是一個有趣的問題，是否它在行為的調控上和血清動素相反呢？此外，其他的神經傳遞物質是否也與社會階級及相關行為的調控有關呢？這些問題皆待進一步的研究方能解答。

六、參考文獻

1. Munro, A. D. (1986) *Psychopharmacology*, 88: 124-128.
2. Winberg, S. et al. (1991) *J. Comp. Physiol.*, 168A: 241-246.
3. Winberg, S. et al. (1992) *J. Comp. Physiol.*, 170A: 93-99.
4. Winberg, S. et al. (1993) *J. Exp. Biol.*, 179: 197-211.
5. Winberg, S. et al. (1996) *Brain Behav. Evol.*, 48: 213-220 .
6. Winberg, S. et al. (1997) *Brain Behav. Evol.*, 49: 230-236.
7. Winberg, S. and O. Lepage (1998) *Am. J. Physiol.*, 274: R645-R654.
8. Winberg, S. and G. E. Nilsson (1992) *NeuroReport*, 3: 243-246.
9. Winberg, S. and G. E. Nilsson (1993) *Comp. Biochem. Physiol.*, 106C: 597-614.

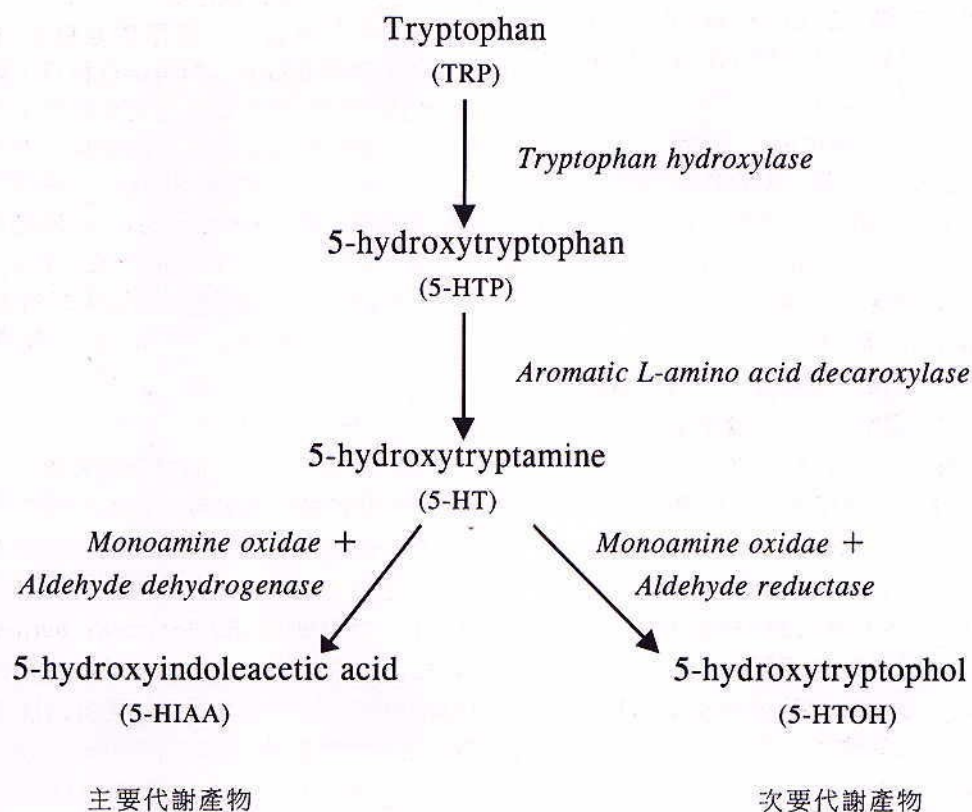


圖 1 血清動素在脊椎動物腦部的合成及其代謝步驟(仿自 Winberg and Nilsson, 1993)