

九孔附苗及變態之過程

Haliotis diversicolor



許晉榮

水產試驗所海水繁養殖研究中心

前言

台灣的九孔 (*Haliotis diversicolor*) 養殖在這幾年來一直遇到幼苗脫落的問題，造成種苗供應不足，而嚴重地影響整個產業的發展。由楊等 (2003) 的調查顯示，幼貝脫落死亡情形發生在 0–45 天，其中又以 7–15 天時的頻率最高。究竟原因為何，至今仍然尚未被釐清。疾病感染 (病毒或弧菌)、水質不佳、餌料不足、著苗密度太高等都可能是原因之一 (丁及楊, 2003)。不可否認的，這些外在因素都有可能影響到九孔幼貝的活存率，然而此一階段正是九孔附苗 (settlement) 以及變態 (metamorphosis) 的時間 (大場, 1964; 呂等, 2001)，對於鮑螺屬 (*Haliotis* spp.) 的浮游期幼貝而言，牠需要找到一個適合附苗的棲地開始安身立命，進行不可逆的變態過程。在此之前，牠們完全仰賴體內堆積的卵黃過活，一旦附苗、變態後，就要開始改以齒舌 (radula) 及消化系統自外界攝取營養為生 (Hahn, 1989)，如果牠們無法到達這個發育階段，或者在這個階段受到干擾，那麼其後就無所謂的活存率可言。因此如能瞭解整個九孔附苗及變態的發育過程，或許有助於究明目前九孔育苗的問題。

個體發育的分期

鮑螺類發育的情況都很相似，孵化後的

第一浮游期為擔輪子幼體期 (trochophore stage)，殼腺 (shell gland) 開始分泌薄脆透明的外殼，面盤 (velum) 出現後，即成為被面子幼體 (veliger) (圖 1)，在這個階段身體會進行扭轉 (torsion) (大場, 1964; 關及菅野, 1977; 呂等, 2001)，這是腹足類 (gastropod) 個體發育過程的一個特色。在像鮑螺這種屬於原腹足目 (order Archaeogastropoda) 的貝類，牠們的幼體在扭轉時，頭腳會相對於內臟團作出 180° 的反方向扭換，內部構造如神經系統會重新排列，鰓及肛門則會被帶到身體前端。這個發育過程在演化上對於腹足類究竟有什麼好處？目前尚未有定論，至少在 Pennington and Chia (1985) 的實驗中顯示，在面對掠食者時，扭轉前、後的鮑螺類幼體被掠食的機率並沒有很大的差別。



圖 1 九孔被面子幼體

九孔被面子幼體繼續發育，面盤會逐漸萎縮，差不多在授精後 46—48 小時，浮游的被面子幼體就開始具備有某種資格 (competence)，亦即只要在某些化學、物理或生物因子的誘導下，牠們就會被吸引附苗，進入匍匐期 (creeping larval stage)。到了授精後約 65 小時，九孔的齒舌出現，整個口器及消化系統逐步發育、運作，心臟開始拍動，循環系統也隨之作用，吸收的養分可以被輸送到身體各部分，大概在授精後的 8—9 天 (依養殖地點不同，或許略早，或許略晚)，九孔就有刮食細微藻類及吸收養分的能力了。在此之前，九孔只能靠來自體內的卵黃作為能量來源，無法以外生性能源 (exogenous nutrition) 為生 (大場，1964；Hahn, 1989；呂等，2001)。像九孔這種無攝食能力的被面子幼體稱之為 lecithotrophic larvae，牠們無法像大西洋舟螺 (*Crepidula fornicata*) 等具有攝食能力的螺類幼體一樣，可以忍受較長時間的延遲變態 (delayed metamorphosis)，甚或可以自行變態 (spontaneous metamorphosis) (Pechenick et al., 1998；Takami et al., 2002)。

除了完成上述的能量轉換，九孔的腹足、感覺器官 (觸角)、呼吸器官 (纖毛葉 ciliary lobe) 等也會繼續再進行分化改變，約在授精後的 23—24 天，第一呼吸孔 (first breasting pore) 出現時，就算變態結束，進入稚貝期 (juvenile) (大場，1964；呂等，2001；李等，2004)。大抵上，這個變態發生過程與鮑螺屬的其他幾個種相同，不同的只是時間上的差異 (Hahn, 1989；李等，2004)。

誘引附苗的物質-GABA

那麼我們不禁要問什麼是誘引九孔附苗的物質呢？在此方面以鮑螺類的紅鮑 (*H.*

rufescens) (Morse, 1991) 被研究得最為透徹。Morse 和其實驗室的同仁發現，孵化後 7 天左右的紅鮑被面子幼體，會以其腹足偵測想要附苗的藻類，牠會一再試誤，然後離開，不斷重複，直到找到適當的藻類為止。進一步的分析顯示，這些被挑選出來的藻類多是 coralline red algae，比如 *Lithothamnium* spp. 或 *Lithophyium* spp. 等，而這些藻類中，有某些分子在結構上和人體的神經傳遞物質— γ - 胺基丁酸 (Gamma-aminobutyric acid, GABA) 很相似，而利用 10^{-3} — 10^{-6} M 的 GABA 分子的確也可以誘引紅鮑被面子幼體附苗，且在幼體上也可以找到與 GABA 分子結合的受體 (receptor) (Baloun and Morse, 1984；Hahn, 1989；Morse, 1991)。不過，GABA 分子濃度太高 (10^{-3} M) 也會毒害九孔幼體，造成變態後稚鮑的死亡，大致而言， 10^{-6} M 是較適的濃度 (Morse et al., 1979)。此外，Morse 等人也發現另一個化學感覺系統，即溶解於海水中的離胺酸 (lysine)，會提高紅鮑被面子幼體對 GABA 分子偵測的靈敏度。這兩類分子與其受器各有其訊號傳遞系統 (signal transduction) 與不同調控機制，此屬於較複雜的生化與生理系統，在此不加詳述，有興趣者可自行參閱 Morse (1991) 在 American Scientists 的文章。

但是 GABA 對九孔與皺紋鮑螺 (*H. discus hannai*) 的誘引效果卻和在紅鮑的情形不太相同。在九孔，Liu et al. (1986) 的實驗顯示， 10^{-3} — 10^{-4} M 的 GABA 雖然可以在 24 小時內誘導九孔附苗，但所有附苗的九孔均在 72 小時內死亡。至於 10^{-5} — 10^{-6} M 的 GABA 則對九孔附苗無任何誘導效用。Bryan and Qin (1998) 在 10^{-3} — 10^{-4} M 的 GABA 的誘引實驗則大抵支持 Liu et al. (1986) 的結果；不過在 10^{-5} — 10^{-6} M 方面就和 Liu et al. (1986)

相反，呈現正向的誘引效果。在皺紋鮑螺方面，赤繁等 (1981) 的研究顯示， 10^{-4} – 10^{-7} M 的 GABA 幾乎沒有誘導變態的能力；而 Yu and Wu (1995) 則發現只有 10^{-5} M 的 GABA 對皺紋鮑螺的附苗、變態有促進作用，濃度太低 (10^{-6} M)，誘引效果不強，濃度太高 (10^{-4} M)，則殺死所有幼體。事實上 10^{-5} – 10^{-6} M 是目前 GABA 使用在許多鮑螺屬的劑量，但以上述九孔與皺紋鮑螺或其他類鮑螺為例，為什麼會有如此相異的結果？有的實驗者認為可能是某些海洋微生物降解了 GABA，因而影響它的誘導功能，可是這種說法，在這些實驗加了抗生素之後似乎也沒有得到改善。原因很多，或許實驗的水質也會干擾結果，總之，還有諸多疑點等待釐清 (Roberts, 2001)。

附苗地點的探索及新的誘引物質

如果不是 GABA，那麼有可能是其他的誘引物質嗎？就像紅鮑尋找 coralline red algae 一樣，皺紋鮑螺及九孔同樣也會花時間去尋找適當的附苗地點—通常是矽藻類 (diatom) (圖 2)；另外，如果附近有稚、成員曾經留過的黏液 (mucous) 痕跡，也會讓鮑螺類的被面子幼體較有安全感，而願意在該地附苗 (關及菅野，1977，1981a, b；河村及菊地，1992；Yu and Wu, 1995；Gordon et al.,

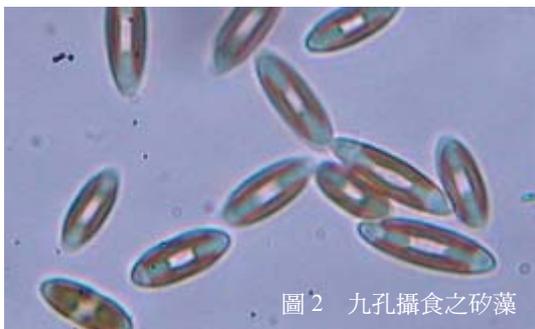


圖 2 九孔攝食之矽藻

2004)。這些地點是否也與誘引物質的存在有關？Yu and Wu (1995) 發現，具有黏液痕跡的地方是吸引皺紋鮑螺附苗、變態最盛的地點，遠勝 GABA 及 KCl 等誘導因子，其原因實在值得探討。九孔也有類似的情形，九孔喜歡附著的地方也是像舟形藻 (*Novicula*)、卵形藻 (*Cocconeis*)、菱形藻 (*Nitzschia*) 等微細藻類 (陳及陳，2003)。這些藻類的培養成功與否又與光照強度有關，因此也難怪不同的光照強度會影響鮑螺類的活存率了 (李等，1996；嚴等，2001)。

最近康等 (2003) 及 Gordon et al. (2004) 發現一些簡單的胺基酸，如天門冬胺酸 (aspartic acid) 及谷胺酸 (glutamic acid) 對皺紋鮑螺的附苗有誘導作用。這些胺基酸在許多矽藻類內的含量都頗高，且本身也都是神經傳遞物質，因此它們是否就是誘引被面子幼體附苗於矽藻的主因？另外黏液痕跡上的誘導物質又是什麼呢？此皆有待進一步的研究。

結語

從某個角度來看，其實九孔就像是一般海水魚類的發育一樣，牠在孵化後有一段時間的禁食浮游期，然後開始附苗、攝餌、變態，內在的生理時鐘指導著發育應該進行的路程。由於目前對於其誘導因子究竟為何也不是十分清楚，因此貿然以 GABA 或胺基酸施用於初期被面子幼體，若其體表的受體尚未分化完全時，不見得能誘導九孔浮游幼體附苗。即便幼體被勉強誘導附苗，也變態了，揠苗助長也不一定是件好事。目前來看，保持健康的種苗來源，提供適當的附著性矽藻，使其在變態期間要進入攝食階段有足夠的餌料可供食用，似乎仍是較好的育苗方法。