

石斑魚類的早期發育與變態過程



許晉榮¹、吳淑美²、朱永桐¹、葉信利¹

¹水產試驗所海水繁殖研究中心、²國立嘉義大學水生生物學系

前言

在脊椎動物中，變態 (metamorphosis) 只發生在兩生類和魚類，這兩種動物在孵化後，幼體 (larval stage) 與成體 (adult) 之間，結構上還會發生顯著的變化 (Matsuda, 1987)。相對於兩生類由蝌蚪轉變為蛙或山椒魚類，在外觀上的炯然不同，多數魚類在變態前後的差異較小，但不論如何，魚類經過變態後，外部形態、內部構造與行為習性上仍會有所改變 (Youson, 1988)。然而各種魚類的變態方式有很大的種間差異，過程也有長有短，所以要將魚類的變態過程分期並且標準化並不容易 (Youson, 1988)。因此一些在變態過程具有明顯外形變化又易於分期的魚類，就常被用作研究變態過程生理、形態變化的材料，其中較常見的就是鰻目 (Anguilliformes) 和鰈目 (Pleuronectiformes) 的魚類。

石斑魚類在我國是一種高經濟魚類，其種苗生產，不論在國內供成魚養殖，還是輸出國外賺取外匯，都有相當的重要性，但是其在變態過程的死亡率偏高，卻又是令人頭痛的問題 (Liao et al., 2001; 吳及林, 2003)。事實上，石斑魚在變態過程，外表及行為也有很明顯的變化，易於分期，如果對其內部器官系統的變化也有所了解，應該有助於提高育成率，因此有必要對此一階段的發生過程做一番介紹，以供業者能有初步之認識。

外觀和行為的改變

一、變態何時結束

基本上，多數魚類學家同意變態是發生在仔魚 (larva) 與稚魚 (juvenile) 或成魚 (adult) 之間的胚後變化 (Kendall et al., 1984; Balon, 1985; Blaxter, 1988; Youson, 1988)，它應該是一個階段 (phase)，有起始，有高峰 (climax)，也有終結 (Kendall et al., 1984; Youson, 1988)。而如何判斷一尾仔魚是否已經經過變態成為稚魚，Kendall et al. (1984) 認為至少需要符合鰭條數發育完全；開始鱗化 (squamation)；仔魚期特徵消失等幾項定義。

二、石斑魚早期生活史的變化

有關石斑魚早期生活史，日人鵜川正雄、水戶敏等人在 60 年代中期就以紅斑 (*Epinephelus akkra*) 為材，對其外觀形態做了相當清楚的描述與圖繪 (Ukawa et al., 1966; Mito et al., 1967)，之後多種石斑魚類早期生活史的變化也陸續被清楚地描繪，大致上，牠們都有類似的發育情形。以台灣較常見的點帶石斑 (*E. coioides*) 及龍膽石斑 (*E. lanceolatus*) 來說明，剛生出來的石斑魚仔魚平均體長約在 1.65—1.90 mm 之間 (何等, 1997; Narisawa et al., 1997; 吳及林, 2003)，身上都還帶著一個橢圓形的卵黃囊 (yolk sac)，有的學者認為這樣的仔魚應該稱為游走期胚胎 (eleutheroembryo, eleutheros 是希臘文自由、游動的意思) 較為合適，因為牠們

的能量來源還不是從外界攝取 (Balon, 1975)。大約孵化 4—5 天後，卵黃囊和其內的油球會完全消失，仔魚開始開口攝食，也會群集於水面上層游動，向池角、邊聚集。接下來的發育，會有一個很明顯的外觀變化，就是俗稱的“發翅”，亦即背、腹鰭的第二硬棘開始快速增長，其長度不僅較其他硬棘長，甚至會超過仔魚的尾部，而讓仔魚在水中的外觀像水平的三腳架一樣，這個“翅膀”的作用，可能是維持仔魚在此刻的浮力與抵抗掠食者的侵襲 (Fukuhara and Fushimi, 1988; Kusaka et al., 2001) (圖 1)。

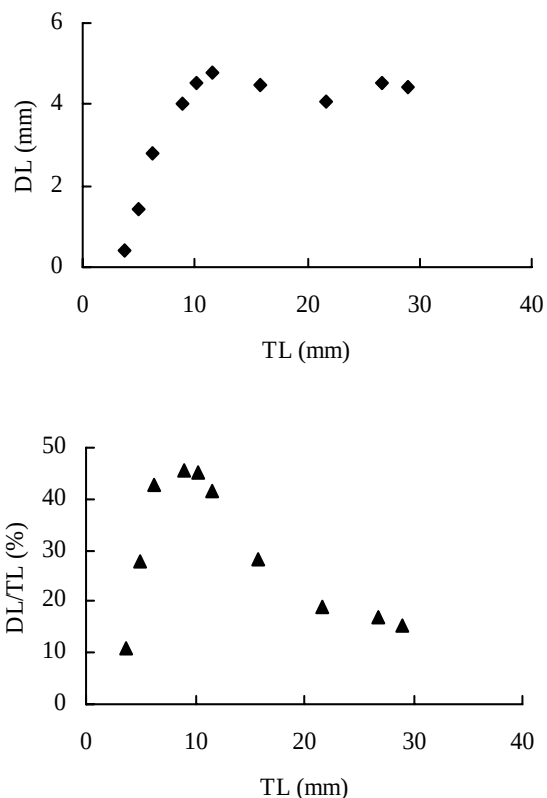


圖 1 點帶石斑發育過程，背鰭第二棘長度及其與體長比例關係的變化情形

之後，背、腹鰭第二棘會開始縮短，亦即開始“收翅”，背、腹及尾鰭的鰭條數也開始發育完全，鱗化現象開始 (圖 2)，仔魚開始靜臥於池底或較陰暗處。最後，背、腹鰭第二棘會完全縮短，魚群進入底棲生活，平時會搶食及有殘食行為，等到仔魚身上的斑點及花紋出現，應該就算進入稚魚期了。由上述可見，石斑魚變態過程的確是一個階段，有些事件發生得早 (如背、腹鰭的第二硬棘開始快速地較其他硬棘長)，有些事件發生的晚 (如開始鱗化)，並不是同時完成的，外部型態如此，內部生理變化亦然。

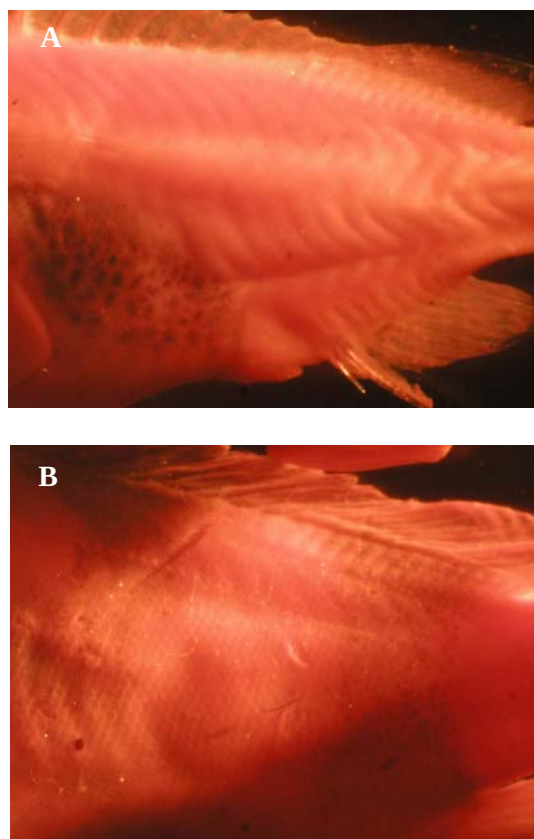


圖 2 龍膽石斑的鱗化現象：A.變態中的仔魚；B.已變態後的稚魚。在 B 圖中可以很明顯的看到鱗片的出現

內部生理的變態過程

相對於外在的型態變化與行為習性的變化，石斑魚苗內部生理在由仔魚期變態到稚魚期這段期間也有相對的改變。以下分別就幾項器官系統來討論：

一、消化系統

消化系統的發育決定魚苗攝餌的成功與否，對魚苗的育成有很大的影響。魚類的消化道之發育由卵黃囊期的仔魚到變態後的稚魚，其形狀是由單純、未分化的單純管狀轉變為複雜、彎曲的複雜腸、胃道，其轉變與其說是連續且逐漸的，不如說是階段且快速的 (Govoni et al., 1986)。Tanaka (1971) 認為在魚類變態後，有兩個特徵必然可在消化道發現，一是幽門垂 (pyloric caeca) 的分化及出現，另則是胃黏膜層出現胃腺 (gastric gland) 組織。這在多種魚類的變態過程，如比目魚的確是如此 (Miwa et al., 1992)。石斑魚的胃屬 V 型及 Y 型的中間型 (Kayano, 1992)，我們在未變態的點帶石斑仔魚發現，其消化管為簡單的管狀，在相當接近或已變態的稚魚，則在胃、腸之間出現 V 型的突出及明顯但原始的幽門垂 (圖 3)。解剖成魚的消化道可以明顯發現近 40 條的幽門垂，其腸道總長與體長之比例約在 1 左右，其外型之變化與嘉鱾 (Fukuhara, 1985) 及黑鯛 (Fukuhara, 1987) 的情形相仿，因此，此法確為辨認石斑魚變態與否的方式之一。肝胰臟在此時仍為獨立實體，要到成魚期方無法辨認 (吳及林, 2003)。石斑魚由初期較簡單的管狀消化道發育成具有較複雜、彎曲的腸、胃消化道，腸道的皺折隨發育過程愈來愈多，分泌型的細胞也隨之增加，越到晚期越明顯，這種變化會使得其消化道有較大的消化能力及吸收面積，也因此，稚魚期的石斑

魚得以吞食較大的餌料，甚至進行殘食 (Hseu et al., 2003)。

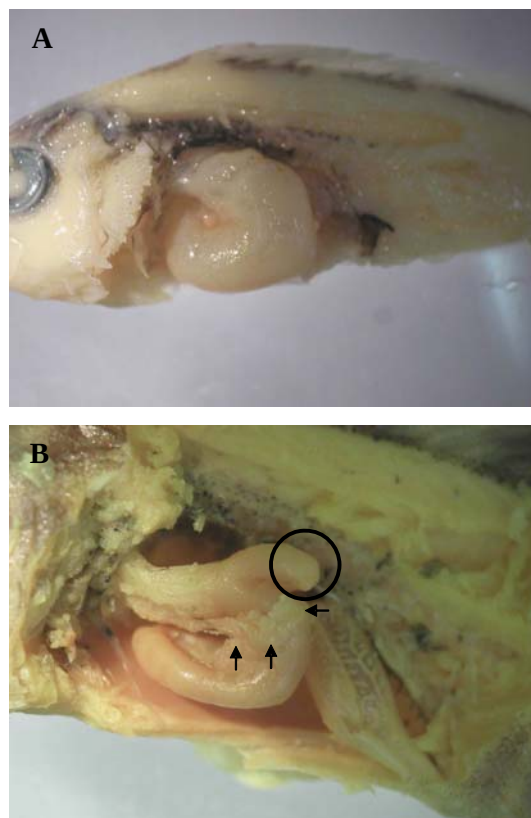


圖 3 點帶石斑消化系統的轉變。A：變態中的仔魚；B：變態後的稚魚。箭號所指為幽門垂及所圈出之新出現之消化道的 V 型突出

二、內分泌系統

甲狀腺素 (triiodothyronine, T_3) 是調控魚類變態的主要激素，甲狀腺 (thyroid gland) 一般都位於咽喉附近，魚類之甲狀腺組織常常是分散的，有些散布在咽喉區附近，有些則散在咽喉區外，稱之為異位甲狀腺組織 (heterotopic thyroid tissue) (Norris, 1996)。雖然甲狀腺的外觀在不同的動物間有一些差異，但它們都是由濾泡 (follicle) 所組成，濾泡細胞將碘化的甲狀腺球蛋白

(thyroglobulin) 儲存於胞外的凝膠質 (colloid)，待受到來自腦下腺 (pituitary gland) 的甲狀腺促進素 (thyroid-stimulating hormone, TSH) 刺激，碘化的甲狀腺球蛋白會被濾泡細胞回收，在酵素作用下產生 T_4 及少部分的 T_3 ， T_4 經血液運送至標的器官，再經由酵素轉換為 T_3 ，與受器 (receptor) 結合，產生作用 (Norris, 1996)。

自體長約 7–9 mm，亦即正在“發翅”的點帶石斑魚苗體內，可發現明顯的甲狀腺組織，它是個散生的 (scattered) 組織，位於下咽喉區 (subpharyngeal region) 的鰓上方，其濾泡數目及其中間的凝膠質大小會明顯的隨著發育過程逐漸變多、增大 (圖 4)。這些增大的凝膠質如果隨著變態過程釋放到體內，或許可以解釋何以 de Jesus et al. (1998) 提及點帶石斑魚苗在變態早期，甲狀腺素含量會持續增加的現象。此外，已經有很多研究顯示，以浸泡過甲狀腺素的橈腳類餵飼石斑魚苗或以甲狀腺素浸泡魚苗，都可以誘使牠們提早變態 (Tay et al., 1994; de Jesus et al., 1998; Trijuno et al., 2002; 冉等, 2003)，冉等 (2003) 更發現要讓 4–5 週的點帶石斑體內的甲狀腺素含量增加，其浸泡之甲狀腺素濃度至少要高過 10^{-8} mol/L 以上。Hseu et al. (2002) 也發現甲狀腺異常的龍膽石斑，可以一直發育到背、腹鰭第二硬棘延長期這個階段，且其外表也可以一直維持透明而不變態，不過加了甲狀腺素之後，牠們在一週之內就進入稚魚期，此顯示或許背、腹鰭第二硬棘延長期這個階段可以被當作變態過程的起始點，而甲狀腺素就是主要的啟動因子 (trigger)。

除了甲狀腺素外，皮質醇 (cortisol，或稱可體松) 也是另一個被研究的內分泌系統，一般來說，我們一般對皮質醇的觀念，

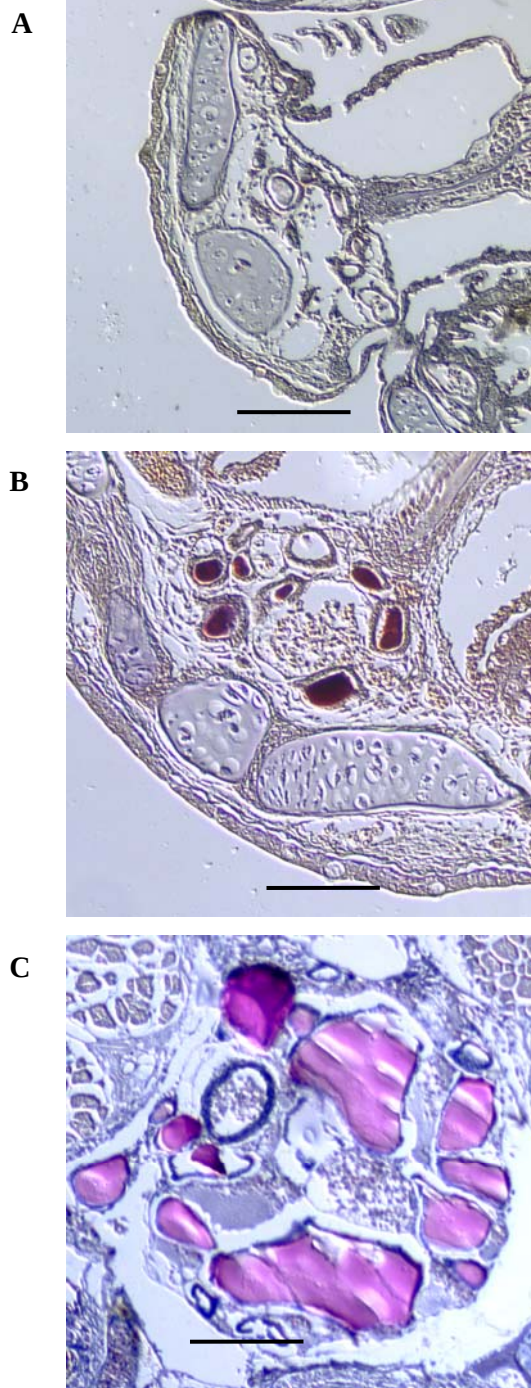


圖 4 不同時期的點帶石斑魚苗之甲狀腺組織切片圖。每個 bar 是 $100 \mu\text{m}$ 。A：體長 7-9 mm，背、腹鰭第二硬棘延長階段；B：12-15 mm，硬棘開始縮短階段；C：29-35 mm，稚魚期

是它會促進成長、發育 (Norris, 1996)，而在魚類變態過程中，皮質醇也的確會增加 (de Jesus et al., 1991, 1998)，但奇怪的是，在水中添加皮質醇並不會誘使石斑魚苗提早變態 (Hseu et al., 2002)。de Jesus et al. (1990) 認為皮質醇本身的“量”皆已足夠支持魚類變態過程所需，因此添加皮質醇並不會影響變態的速度。

三、淋巴組織

由於最近養殖石斑魚苗經常受到諸如石斑虹彩病毒 (Taiwan grouper Iridovirus) 或石斑神經壞死性病毒 (grouper nervous necrosis virus) 等的侵襲，因此魚苗在仔、稚魚發育期間的免疫系統發育也成為熱門的研究課題。最近吳及林 (2003) 與 Kato et al. (2004) 分別對早期生活史的點帶石斑及雲紋石斑 (*E. burneus*)，進行淋巴器官系統的組織切片調查。他們發現在整個發育過程中，免疫器官原基出現的順序分別為頭腎 (pronephric kidney)、脾臟和胸腺 (thymus)。以點帶石斑為例，在 22–27.8°C 溫度下，其出現約是在孵化後第 10、11 和 13 天時，不過觀察細胞分化的狀態，卻發現免疫器官淋巴化的順序依次為胸腺、頭腎和脾臟，此與很多海水硬骨魚類相同。然而石斑魚類在完成變態後，其免疫系統是否已發育完全？存活率偏低是否與其免疫力有關？以非特異免疫增強物質浸泡、餵食或注射疫苗是否可增強其抗病力？此皆有待進一步之研究。

四、滲透壓調節能力

Caberoy and Quinitio (2000) 分析不同時期點帶石斑魚苗的 Na^+ 、 K^+ -ATPase 與氯細胞 (chloride cell)，發現孵化後 20 天的仔魚 (發翅的仔魚，體長 7.32 mm)，全身均質的 Na^+ 、 K^+ -ATPase 遠小於 40 天 (變態快結束，有斑點的仔魚，21.35 mm) 及 60 天 (稚魚，51.89

mm) 者，只為後二者的 1/11 及 1/9；鰓上的氯細胞 (chloride cell) 也是以孵化後 20 天者最小 ($33 \pm 4 \mu\text{m}$)，與孵化後 60 天者距離不大，卻與 40 天者達顯著差異 ($48 \pm 2 \mu\text{m}$) ($p < 0.05$)；相對的，孵化後 20 天的仔魚其鰓上氯細胞的密度最高。

Caberoy and Quinitio (2000) 也調查不同時期的石斑魚苗面對鹽度突然升高或降低時的反應。這些魚苗一開始被放在 30–32 psu，26.5–30°C 的環境下，之後再突然移到 8、12、32、40 psu 及 25、30°C 的環境。實驗結果發現，大抵上，孵化後 20、40 天的仔魚對環境突變的容忍度皆遠不及稚魚期，以孵化後 20 天的仔魚為例，牠可以容忍 8–32 psu 的環境，但在轉移到 40 psu 的鹽度下，12 小時後存活率幾乎為零，此可能與其 Na^+ 、 K^+ -ATPase 活性急速下降有關，顯然在滲透壓調節能力方面，稚魚還是遠優於變態前的仔魚。

結語

對很多海水魚類而言，變態階段是生活史早期的一個關鍵期 (critical interval) (Thorisson, 1994)，此在石斑魚類亦然 (Liao et al., 2001; 吳及林, 2003)。其中，能量的需求往往是主要的決定因素，石斑魚雖然不像比目魚會在變態中期停止攝食一段時間 (吳及張, 1993)，但在變態過後，形態和生理還是發生激烈變化，魚體仍然會消耗大量的能量，此時消化系統發育是否已經完善？個體是否可以從外界攝取足夠的養分？將會是決定魚苗能否安渡此一關鍵時期的主要因素，因此這段時期的餌料管理相當重要，當然與之有關的消化生理及相關研究也是不可或缺的。