

魚類的親子殘食

許晉榮

水產試驗所海水繁養殖研究中心

前言

動物學上所謂的親子殘食 (filial cannibalism)，最簡單的定義就是親代攻擊並吃掉自己子代 (包括卵) 的行為 (FitzGerald and Whoriskey, 1992)。在魚類，具有親子殘食行為的物種還不少見，Manica (2002) 就舉出至少有 17 科的魚類被發現具有這種殘食行為，這些魚種多是在護幼 (parental care) 過程中吃掉自己的後代。這種加害同種幼體 (包括卵)，並造成其死亡的行為也被稱之為殺嬰行為 (infanticide)。在魚類，所有的殺嬰行為都是殘食行為，因為親魚會將殺死的子代吃掉，而不是丟棄 (Dominey and Blumer, 1984)。依被殘食子代的數目多寡，親子殘食還可分為兩大類：一是完全親子殘食 (total filial cannibalism)，整個生殖巢內的子代完全被親代食盡；另一是部分親子殘食 (partial filial cannibalism)，親代僅以生殖巢內部分數量的子代為食 (Manica, 2002)。

所謂舐犢情深，虎毒不食子，這些親魚何以如此殘忍？目前學界由演化適應的角度來看，多認為親子殘食與親魚在生殖投資 (parental investment) 上的考量有關 (FitzGerald and Whoriskey, 1992; Manica, 2002)。這種演化適應理論的提出，可追溯自

Rohwer (1978) 對三棘刺魚 (*Gasterosteus aculeatus*) 親子殘食所提出的推測模型。這些推測經 FitzGerald 等人設計實驗檢驗並予以發衍，部分推測已被證實與實際觀察或實驗結果符合，有些則仍待商榷、修正 (FitzGerald, 1991, 1992a; Sargent, 1992)。具有護幼行為的魚類殘食親子是否符合生殖投資上的考量？是本文探討的重點。

親子殘食的推測理論

具有護幼行為的魚類物種，照護之親代視受精方式不同而有異：體內受精的物種多由雌性負責，體外受精者則多半是由雄魚執行 (尚，2001)。三棘刺魚屬於棘背魚科 (*Gasterosteidae*)，是一種分布在北歐、北美及北亞的魚類，有淡水性與海棲溯河性兩種生活習性。每到春天，牠們會在淡水河流與湖泊中尋找適當的生殖地點進行交配。三棘刺魚的護幼行為是由雄魚負責，在生殖季時，雄魚具有領域性，會防守自己建造的生殖巢，驅趕其他的雄魚。雄魚的護幼行為很辛苦，在卵孵化前，必需利用胸鰭 24 小時對卵提供富含氧氣的水流，並移除死卵；受精卵在 3 到 4 天後孵化，雄魚尚需耗費兩週左右的時間照護剛會游動的仔魚。相對於辛苦

的雄魚，雌魚並沒有在護幼行為中扮演任何角色，牠們在產下卵後會離開生殖巢，繼續挑選下一個對象，進行交配。因為要照護這些子代，雄魚的攝食時間與機會較雌魚少，因此牠們會殘食自己與他人的子代（又稱之為異己殘食 heterocannibalism）以取得能量（FitzGerald, 1991）。

Rowher (1978) 認為雄魚這種親子殘食是為了最大化其終身生殖利益的適應行為。這些被吃掉的子代被當作替代的食物，使得親代可以提高該次或日後生殖所產下的其他手足的生存機率。針對像三棘刺魚這種雄魚單獨護幼所產生的親子殘食行為，Rowher (1978) 及 Sargent (1992) 等人提出了幾項推測模型：

- 一、當生殖巢內子代數較少，投資在下一次生殖較有利時，完全親子殘食就較易發生；當生殖巢內子代數較多，投資在本次生殖較有利時，部分親子殘食的機會就升高。
- 二、親子殘食的機率在子代發育早期較易發生。
- 三、親代身體狀況較差時，親子殘食較易發生。
- 四、在生殖季初期，被殘食的子代數目通常比後期來得多。

推測理論的證驗

經過多年的野外收集或實驗室蒐集的數據，魚類學家對於上述的推測，做出了檢驗：

在很多魚種的調查資料都顯示，完全親子殘食的機率的確與其生殖巢內子代的數目

有關，子代的數目較少，殘食發生的機率通常會較高（Petersen, 1989; Manica, 2002）。在三棘刺魚的研究也顯示牠們的確會做此選擇（Belles-Isles and FitzGerald, 1991）。親代因護幼所耗損的代價高於讓自己的基因下傳的好處時，那麼親代就會選擇終止護幼行為。終止護幼可以使得親代重新分配時間和能量，投資在下一次生殖。決定終止護幼行為的影響因子很多，其中最重要的就是生殖巢內子代的數目。因為照顧不同子代數目的生殖巢所需耗費的能量是相同的，與其照顧一個子代數目較少的生殖巢，不如將其全部吃掉，改去照顧一個子代數目較大的生殖巢來得划算（Sargent, 1992）。有時外來的掠食者出現時，所造成的緊迫也會讓親代選擇進行完全親子殘食，再擇他處，另起爐灶，進行下一次的生殖（Chin-Baarstad et al., 2009）。

部分親子殘食則被視為一種對未來生殖利益的投資，吃掉部分子代，以維持身體狀況的良好，不僅能繼續完成照顧該生殖巢內其他子代的任務，也能在未來以較佳的身體狀況進入下一次生殖配對。被殘食掉的子代數目會隨著生殖巢內子代數增加而升高，而子代數愈來愈多，相對地，被殘食掉子代的損失就相對減輕，部分親子殘食或許就是此時最好的選擇（Sargent, 1992）。理論推測是如此，不過在幾種魚類的田間及實驗室資料，例如胖頭鰻（*Pimephales promelas*）、沙蝦虎（*Pomatoschistus minutus*）、六線豆娘魚（*Abudefduf sexfasciatus*）等，顯示發生部分親子殘食與被殘食子代數目之間並沒有相關（Sargent, 1988; Manica, 2003; Lissåker et al., 2003）。

調查資料顯示，很多具有親子殘食的魚類的確較喜歡吞食發育前期的卵或子代 (Manica, 2002)。溪刺魚 (*Culaea inconstans*) (Salfert and Moodie, 1985) 及幾種雀鯛科 (*Stegastes* spp.) (Petersen, 1989, 1990) 的雄魚都傾向吃掉較發育較前期的卵。由發生生物學的角度來看，卵在發育前期含有較多的營養，對殘食者較有利 (Gilbert, 1985)；而且發育較前期的卵或仔魚，相對於發育較後期的個體，日後成功發育成稚魚或活存的機會通常比較低，因此被殘食後所造成的生殖效益損失也較低，這對親魚而言的確較為合算 (FitzGerald, 1991a)。

某些魚類的確會因為身體狀況或身體能量儲存不佳而提高親子殘食率，因此餵食餌料或許可以降低其殘食率。Kvarnemo et al. (1998) 發現餵食蝦虎 (*Pomatoschistus microps*) 貝肉可以降低其親子殘食率，不過如果蝦虎所照顧的卵數太少，即使提供餌料，雄魚仍然會進行完全親子殘食。但有些實驗也顯示，接受餵食的雄魚不見得會比飢餓的雄魚殘食較少的子代。Belles-Isles and FitzGerald (1991) 發現，三棘刺魚雄魚的殘食率與投餵的食物量無關，作者只能推論，或許被殘食的卵有某些重要的營養物質，投餵的餌料無法完全取代。這或許也是當三棘刺魚與黑斑刺魚 (*G. wheatland*) 的生殖巢並鄰時，三棘刺魚雄魚選擇殘食自己的子代仍多於殘食黑斑刺魚子代的原因吧 (FitzGerald, 1992b)。不論如何，親子殘食還是可以提高三棘刺魚雄魚的體重與身體狀況，這種生殖投資讓牠在下一次生殖競爭時有較多的優勢 (Mehis et al., 2009)。線紋環盤

魚 (*Diademichthys lineatus*) 的雄魚必需與同種的雄魚競爭雙殼貝殼以築生殖巢，Gomagano and Kohda (2008) 發現，進行部分親子殘食的線紋環盤魚，如果殘食的數量較多，會具有較大的吻部與粗壯的體型，在守護生殖巢及照護子代的時間會較優於殘食數目較少的親魚。

Rowher (1978) 很合理的推論，在整個生殖季前期，殘食率應較高，因為雄魚還可預期日後的生殖結果；但在後期，生殖季已快結束，雄魚已不可能再對未來的生殖結果有所期待，所以殘食率相對會較低，但這還是與親魚在生殖季身體狀況的維持有關 (FitzGerald, 1992a; Manica, 2002)。不過在黑斑刺魚、三棘刺魚及沙蝦虎的例子都不支持生殖季後期殘食率較高的推論，黑斑點刺魚及沙蝦虎的殘食率都不因季節不同而有所變化；三棘刺魚則在生殖季後期反而殘食較多卵 (Belles-Isles and FitzGerald, 1991; Lissåker, 2007)。Belles-Isles and FitzGerald (1991) 認為這可能是三棘刺魚雄魚要儲備能量過冬所致，以致在生殖季後期反而親子殘食率較高。若由生殖投資上的考量來看，三棘刺魚雄魚因為攝食子代，維持較好的身體狀態，藉以提高越冬後的存活率，等待來年，或許也算是對未來生殖效率的投資吧。

性擇與親子殘食

既然雄魚會殘食子代以取得能量，雌魚如何挑選較不會殘食的雄魚，以提高自己的生殖投資當然也是必要的。有些雌魚會挑身體狀況較好、能量儲存較多的雄魚，以降低

其所產卵被殘食的機率。雌魚也可能下少許卵，測試雄魚的護幼能力或殘食情況。雌魚往往也會選擇產卵在已有卵的巢內，那樣即使被殘食，也可藉由已有卵數的「稀釋」而降低損失，而且既然已有其他雌魚在該巢中下過蛋，這個雄魚可能早被挑選過了，應是個不錯的郎君！也有些雌魚會傾向與體型較小的雄魚交配，因為理論上，牠會殘食較少的卵。但較小的雄魚在防守領域方面可能遜於大魚，因此這似乎會陷入兩難的情況。對於一些兩性都有護幼行為的魚種，兩性都可能會對子代進行完全或部分親子殘食，但因為投資不同，所以要不要進行殘食，兩性考慮也會有異 (FitzGerald, 1991, 1992a; Manica, 2002, 2010)。

事實上，配偶的可取得性，對於雄魚的親子殘食行為也有影響。天竺鯛科 (Apogonidae) 是一種雄性口孵護幼的魚類，在大自然中，斗氏天竺鯛 (*Apogon doederleini*) 比雙點天竺鯛 (*A. notatus*) 遇到配偶的機會來得多，再次進行交配的機會相對地較高。野外實驗觀察就發現，斗氏天竺鯛的親子殘食率比雙點天竺鯛來得高，而雙點天竺鯛為了取得護幼所需的能量，異己殘食的機率高過於親子殘食 (Okuda, 2000)。

雌、雄細條紋天竺鯛 (*A. lineatus*) 在生殖策略上的爾虞我詐又是另一個故事。雄性的細條紋天竺鯛在護幼期間同樣是藉由親子殘食取得主要能量，由牠們胃中的卵數來估計，大約有 30% 的能量是來自親子殘食 (Kume et al., 2000)。雄魚經常會因為口中護幼的卵數太少，乾脆選擇將它們完全殘食。雌魚為了避免雄魚因為口中護幼卵數太少，

而放棄育卵進行完全親子殘食，會產下較多的卵。但所產下的卵之中，會有高達 18% 是沒有卵黃 (yolk) 的「無效卵」，這些卵會與正常的卵一起被排出。因為所產下的卵數較多，雄魚會因此較願意進行口孵護幼，不會進行完全親子殘食。即便雄魚對口孵卵進行部分殘食，因為這些無效卵的稀釋效果，還是使得很多「有效卵」得以發育成功，讓兩性的生殖投資都可以達到最高效益 (Kume et al., 2002)。

結語

對魚類而言，親子殘食可算是一種能量再循環 (energy recycling) 的過程，經此所獲得的能量如果適當加以應用，得以更成功地繁衍下一代，可以算是一項成功的生殖投資策略。Rohwer 與其他研究學者所提出的各種理論，經過檢驗，部分的確與實際觀察吻合，部分仍有待其他實驗驗證與修正。由目前的實驗結果顯示，不同魚種在不同環境條件下，會有不同的生殖投資考量。因此親代對於是否進行親子殘食，以及殘食子代數量的多寡，也會做出不同的決策。這種在演化適應策略的抉擇，正是魚類行為學吸引人的地方。

註：建議閱讀文章

1. FitzGerald, G. J. (1992) Filial cannibalism in fishes: why do parents eat their offspring? *Trend. Ecol. Evol.*, 7(1): 7-10.
2. Manica, A. (2002) Filial cannibalism in teleost fish. *Biol. Rev.*, 77: 261-277.