

鹽度變化對大吻鰕虎魚脊索上屈後期仔魚成長、 死亡與甲狀腺發育之影響

Effects of Salinity Changes on Growth, Mortality, and Thyroid Gland Development of *Rhinogobius gigas* Postflexion Larvae

陳奕帆¹ 黃文彬^{1,2,*}

Yi-Fan Chen¹ and Wen-Bin Huang^{1,2,*}

¹ 國立東華大學生物資源與科技研究所 花蓮縣花蓮市華西路 123 號

² 國立東華大學自然資源與環境學系 花蓮縣壽豐鄉志學村大學路二段 1 號

¹ Graduate Institute of Biological Resources and Technology, National Dong Hwa University, Hualien, Taiwan

² Department of Natural Resources and Environmental Studies, National Dong Hwa University, Hualien, Taiwan

* 通訊作者：bruce@mail.ndhu.edu.tw

* Corresponding author: bruce@mail.ndhu.edu.tw

摘要

大吻鰕虎魚(*Rhinogobius gigas*)為台灣特有種生物，主要分布在台灣東部河川之中、下游水域，具有兩側洄游與高豐度特性。為了解大吻鰕虎魚仔魚在其溯河洄游過程中，經歷海河鹽度變化的影響，本研究於花蓮溪河口採集大吻鰕虎魚脊索上屈後期仔魚，將之馴化在 30 ppt 之水槽中，進行 4 個不同鹽度變化處理組實驗：一、15 ppt 10 天後轉為 2 ppt 15 天；二、15 ppt 10 天後回到 30 ppt 15 天；三、15 ppt 25 天；以及四、30 ppt 25 天。大吻鰕虎魚仔魚之日成長、日死亡及甲狀腺發育等均被記錄。研究結果顯示，接受處理組 1 (鹽度由 15 ppt 轉為 2 ppt) 之仔魚比接受其他 3 個處理組者，有顯著較高的日平均成長率與數目較多但形狀較小的甲狀腺濾泡。日平均死亡率在此 4 個處理組間無顯著差異。這些結果顯示，在上溯洄游進入河川時，經由幾乎是海水環境轉變為淡水環境之自然鹽度變化過程的大吻鰕虎仔魚，具有較快速的成長率與較多但較小的甲狀腺濾泡；滯留在較高鹽度之沿岸水域與河口域環境中的大吻鰕虎魚仔魚，會付出成長

率延遲與甲狀腺濾泡變大等仔魚停留在高鹽度水域之代價。

Abstract

Rhinogobius gigas is an endemic species of amphidromous goby commonly found in mid- and lower reaches of rivers in the eastern Taiwan. It is one of the dominant species in the fish larval assemblages of the rivers. To investigate the effects of salinity changes on the larvae during their upstream migration, its postflexion larvae were collected from the Hualien River estuary. They were acclimated at 30 ppt, and then, treated with 4 different regimes of salinity changes: 1) 15 ppt for 10 days and then 2 ppt for 15 days; 2) 15 ppt for 10 days and then back to 30 ppt for 15 days; 3) 15 ppt for 25 days; and 4) 30 ppt for 25 days. The daily growth, daily mortality and thyroid gland development of the larvae were measured. The larvae that received Treatment 1 (salinity changes to 15 ppt and 2 ppt) had significantly higher growth rate, and higher number but smaller size of the thyroid follicles than those received the other three treatments. There was no significant difference in the daily mortality rate among the 4 treatments. The results indicated that *R. gigas* larvae that encounter natural changes in salinity from nearly sea water to freshwater in their upstream migration in river have a faster growth rate with increase in number but decrease in size of thyroid follicles. For those remain in high salinity coastal and estuarine waters, the growth rate retards and the thyroid glands enlarge, the cost of the larvae to stay in the high salinity zones.

關鍵詞：大吻鰕虎魚、仔魚、洄游、成長、甲狀腺濾泡

Key words: *Rhinogobius gigas*, fish larvae, migration, growth, thyroid follicle

收件日期：99年8月26日

接受日期：99年10月19日

Received: August 26, 2010

Accepted: October 19, 2010

緒 言

大吻鰕虎魚(*Rhinogobius gigas*)為台灣特有生物之一，廣泛分布於台灣東部宜蘭、花蓮及台東各河川之中、下游水域，為東部河川中兩側洄游型鰕虎魚類的優勢魚種之一(Chen and Shao 1996)。該魚由 Aonuma and Chen (1996) 首度發表與命名，而其學名中之「*gigas*」在

拉丁文的意思為「巨大」，意指其體型較一般鰕虎魚大。大吻鰕虎魚成魚體長通常為 5-8 cm，最大可到 11 cm 左右，為台灣產吻鰕虎魚中體型最大者(Aonuma and Chen 1996; 陳及方 1999)。其主要特徵為：頭大而前部扁，鰓蓋及頰部有許多紅色斑點，頂部有數個紅色條紋，腹鰭為一厚實的吸盤，體色呈黑棕色且具 6-7 條黑褐色垂直橫帶，雌魚在生殖季節腹部

會呈現水藍色(陳及方 1999)。大吻鰕虎魚為兩側洄游型魚類，其生活史模式為：在河川中產卵與孵化，而剛孵化之仔魚立刻被河水順流移至海洋中，之後仔魚在海洋中攝食，並且經過一定時間之成長後回到河口域，最後在早期稚魚(small juveniles)階段進入純淡水之河川系統(McDowall 2004)。

幾乎所有的硬骨魚類(尤其是海洋性物種)，都有一段隨波逐流的浮游仔魚期，此時期的仔魚在外部形態上與成魚有著極大的不同(Keith *et al.* 2008)。例如，許多種類的鰕虎魚在早期生活史中會從表層浮游轉變成水底底棲的生活型態，其變態(metamorphosis)發生之外型改變主要有：色素點生成、鱗片形成及腹鰭癒合(Harada *et al.* 2003)。除上述3點外型之主要改變外，Keith *et al.* (2008)在兔頭瓢鰭鰕虎魚 *Sicyopterus lagocephalus* 之研究中另指出，該鰕虎魚之變態尚有嘴部的移動、消化系統的改變、胸鰭與尾鰭的改變等等。

硬骨魚類之變態，大致可以說是一個內分泌驅動的過程，而甲狀腺素是一個主要的影響因子(Barbara and Fernald 1990; Yamano 2005)。在許多魚類的變態研究上，例如：圓斑星鰈 *Verasper variegates* (Tagawa and Aritaki 2005)、嘉鱸 *Pagrus major* (Hirata *et al.* 1989)及點帶石斑 *Epinephelus coioides* (唐等 2010)、斑馬魚 *Danio rerio* (Brown 1997)等，都已證明甲狀腺素對這些魚類均有促進與加速變態的作用。牙鯨 *Paralichthys olivaceus* 仔魚在孵化後的第4天，其腦下腺近端遠側葉已可偵測到甲狀腺促進素(thyroid stimulating hormone)之免疫反應，該反應強度及細胞數目隨著個體發生過程逐漸加強，並在變態初期到達最高，而後下降(Miwa and Inui 1987)。在比目魚仔魚體內，甲狀腺激素 T₄ 含量在變態尖峰期出現高峰(Miwa *et al.* 1988)。此外，Iwata and Honma (1986)在川鰕虎 *Rhinogobius brunneus* 之研究中發現，其仔魚在溯河洄游剛開始時，體內的甲狀腺呈現高

度活化的狀態，但接觸到淡水一段時間後甲狀腺變得不活躍。因此，甲狀腺在洄游魚類溯河行為之影響上，可能扮演一個不可或缺的重要角色。

河口域是兩側洄游魚類從海洋回到河川中，必須面臨的第一道關卡。洄游性仔稚魚在路經或滯留河口域時，可能會受到河口域環境特性(例如：溫度、光照)的刺激，而發生變態(Youson 1988)。Shen and Tzeng (2002)指出，接觸到淡水的日本禿頭鯊 *Sicyopterus japonicus* 仔魚在體色、外型及鰭形狀上會開始變化，並會從浮游攝食轉變為底棲攝食的模式。因此，河口域環境的特性及其變化，對兩側洄游型魚類在早期生活史中的成長與存活，影響甚鉅。

由於大吻鰕虎魚具兩側洄游及高豐度等特性，使其在台灣東部河川與鄰近海域之食物鏈中，可能扮演極為關鍵的生態及能量傳遞之角色，然而迄今有關大吻鰕虎魚在河口外定位、聚集及溯河行為之環境誘發及生理變化機制，尚無任何研究文獻。因此，本研究之目的，將以台灣東部河川中最主要也是台灣特有魚種之一的大吻鰕虎魚為研究材料，在實驗室模擬其仔魚溯河洄游時之環境鹽度變化，用以了解該魚在早期生活史之溯河洄游過程中，經歷海、河之鹽度變化對其仔魚成長與存活的影響及甲狀腺參與的情形，進而探討該溯河洄游行為對大吻鰕虎魚仔魚成長與存活之影響。

材料與方法

一、材料來源與實驗設施

在本研究中，共進行3次重複組之實驗。3次大吻鰕虎魚仔魚之採集地點，均在花蓮溪出海口(圖1)，日期分別為2009年5月9、11日和6月11日，時間均為清晨4點半至6點半，所捕獲之仔魚數分別約有250、450及450尾，仔魚體長平均值±標準差(n=10)分別為15.70±0.38、15.78±0.34及16.09±0.51 mm，仔

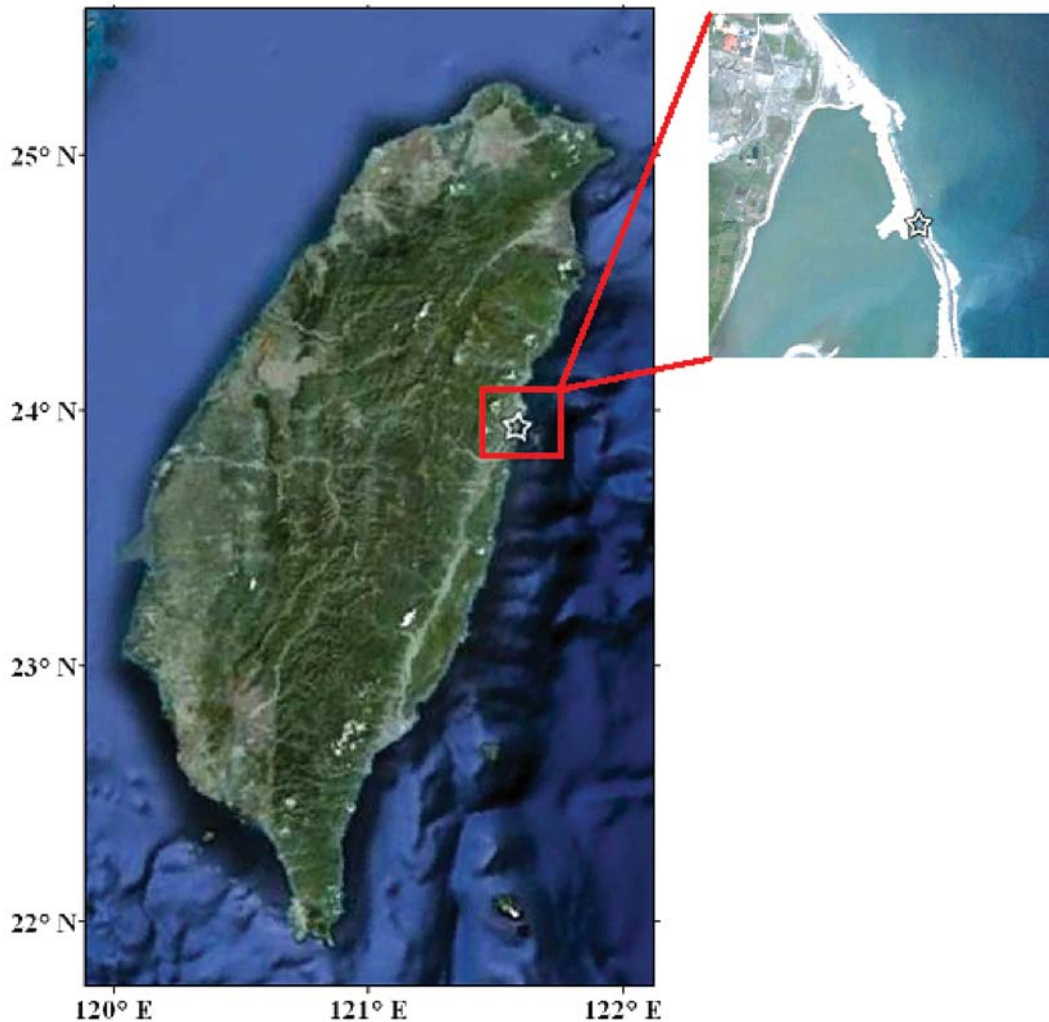


圖 1. 大吻鰕虎魚仔魚在台灣花蓮溪河口之採樣點(星號)。(圖片來源：Google earth)

Fig. 1. The collection site (star) of *Rhinogobius gigas* larvae at the estuary of the Hualien River, Taiwan.

魚發育期均為脊索上屈後期(postflexion stage)。仔魚之捕捉工具為台灣東部地區捕撈魚苗慣用之大型手握三叉型網。

大吻鰕虎魚仔魚在運回實驗室後，先置於與沿岸水域鹽度(30 ppt)相同、容積為 27L (30 cm × 30 cm × 30 cm)之 4 個魚缸內馴養。在馴養 3 天後，始進行不同鹽度變化處理之實驗。實驗期全長為 25 天，在實驗第 0 天時先自馴養缸中隨機選取 10 尾仔魚樣本，用以獲取實

驗起始時之全長(total length)與甲狀腺發育資訊。之後，再隨機選取仔魚，置入另外 4 個已設定好鹽度變化處理之蓄養缸中。蓄養缸之容積與馴養缸相同，設定水深為 20 cm，注水量為 18L。3 次重複之實驗期間與蓄養密度分別為：第一次由 5 月 9 日起至 6 月 5 日止、50 尾/缸(2.78 尾/L)，第二次由 5 月 11 日起至 6 月 8 日止、100 尾/缸(5.56 尾/L)，以及第三次由 6 月 11 日起至 7 月 8 日止、100 尾/缸(5.56 尾/

L)。在蓄養及馴養缸中，均裝置簡易式打氣與過濾循環系統，並且每 3 天置換蓄養缸內約 1/3 的水量，用以維持水質。在實驗期間，每天於早上 9 點以人工方式飽量餵食豐年蝦 *Artemia salina* 幼體(nauplius)。光照採自然光照週期(約 13 hr 光亮：約 11 hr 黑暗)；溫度採室溫，3 次重複實驗期內之水溫平均值(範圍)分別為 24.6 (15.6-30.6)、24.7 (15.7-30.6)及 27.0 (22.5-32.8) °C。同時，每天觀察蓄養缸，若有死亡個體馬上將其撈出並記錄日期與個數。

二、不同鹽度變化之室內處理

實驗之環境鹽度變化設定，係模擬花蓮溪出海口沿岸(30 ppt)、河口域(15 ppt)及河川(2

ppt)等 3 種鹽度，並且由於大吻鰕虎魚仔魚在溯河洄游進入河口域時，會在河口域停留之時間約為 10 天(蕭 1998)，因此本研究在實驗的第 10 天，進行鹽度轉換處理。同時，為檢視該鹽度變化時程對大吻鰕虎魚溯河期仔魚之影響，在實驗期之第 10 天與結束時(25 天)隨機自各蓄養缸中撈取約 10-20 尾之仔魚樣本，俾供成長率與甲狀腺發育分析。仔魚魚體樣本，以電子游標尺測量全長(精確至 0.01 cm)，之後將魚體樣本置於 6% 福馬林溶液中固定與保存，以供甲狀腺組織切片使用。

本研究依大吻鰕虎魚在溯河洄游時必需經歷 3 種不同鹽度變化之時程，設計下列 4 個不同洄游鹽度變化之時程處理組(表 1)：

表 1. 本研究中大吻鰕虎魚仔魚之 4 種不同鹽度變化時程處理組

Table 1. Four salinity change treatments for *Rhinogobius gigas* larvae used in this study

Treatments	Acclimation salinity	1 st salinity treatment (1-10 days) ¹	2 nd salinity treatment (11-25 days) ¹
1	30 ppt	15 ppt	2 ppt
2	30 ppt	15 ppt	15 ppt
3	30 ppt	15 ppt	30 ppt
4	30 ppt	30 ppt	30 ppt

¹ Number of experimental days after the beginning of the experiments.

(一) 15 ppt 10 天後轉為 2 ppt 15 天處理組(15 ppt for 10 days and then 2 ppt for 15 days treatment)

鹽度變化處理之模擬設定，與大吻鰕虎魚仔魚溯河洄游水域之自然鹽度變化相似。鹽度在實驗開始當天(第 0 天)，自 30 ppt (模擬沿岸水域鹽度)調降為 15 ppt (河口域)，蓄養 10 天後，再降低至 2 ppt (河川)，蓄養 15 天。

(二) 15 ppt 25 天處理組(15 ppt for 25 days treatment)

鹽度變化處理之模擬設定，係假設仔魚雖然已順利洄游進入河口域中，但是因故無法再上溯入河川中，而滯留河口域時之環境鹽度變化。鹽度在第 0 天自 30 ppt (沿岸)調降為 15

ppt(河口域)後，一直維持在 15 ppt，蓄養 25 天。

(三) 15 ppt 10 天後回到 30 ppt 15 天處理組(15 ppt for 10 days and then back to 30 ppt for 15 days treatment)

鹽度變化處理之模擬設定，係假設仔魚雖然已順利洄游進入河口域中，但是因故被河水自河口域沖回到沿岸水域時之環境鹽度變化。鹽度在第 0 天自 30 ppt (沿岸)調降為 15 ppt (河口域)，蓄養 10 天後，再調高至 30 ppt (沿岸)，蓄養 15 天。

(四) 30 ppt 25 天處理組(30 ppt for 25 days treatment)

鹽度變化處理之模擬設定，係假設仔魚因故無法自沿岸水域洄游進入河口域，而一

直滯留於沿岸海水域時之環境鹽度變化。鹽度在第 0 天開始一直維持在 30 ppt (沿岸)，蓄養 25 天。

三、甲狀腺組織切片處理

取出固定於福馬林液中之大吻鰕虎魚仔魚樣本，用手術剪刀剪取該仔魚之頭部(從吻部至鰓後緣)，並將其置於包恩氏液(Bouin's solution)中 1-3 天後，進行甲狀腺濾泡組織切片之製作。組織切片之處理步驟為：酒精漸次脫水(dehydration)、二甲苯清洗(cleaning)、二甲苯與石蠟浸潤(infiltration)、石蠟包埋(embedding)、 $6\mu\text{m}$ 厚之切片製作(sectioning)、蘇木精(Mayer's hematoxylin)和伊紅(eosin)之染色(staining)及封膠(mounting)。

四、實驗參數計量

(一) 日平均成長率(daily average growth rate)

於實驗第 10 天及第 25 天採樣之仔魚全長，分別減去第 0 天及第 10 天時之仔魚全長

平均值後，除以 10 及 15，再乘以 100%，即分別為第 1-10 天及第 11-25 天之日平均成長率。

(二) 日平均死亡率(daily average mortality rate)

由實驗第 1-10 天及第 11-25 天之累積死亡仔魚尾數，分別除以實驗第 0 天及第 10 天時魚缸內之總仔魚尾數，再除以 10 天及 15 天，最後乘以 100%，即分別為第 1-10 天及第 11-25 天之日平均死亡率。

(三) 甲狀腺濾泡數量(thyroid follicle number, TFN)

在光學顯微鏡(400X)下，於切片樣本中可見兩群甲狀腺濾泡組織，計數該兩群組織內的總甲狀腺濾泡數量(圖 2A)。

(四) 甲狀腺細胞高度(thyroid cell height, TCH)

在光學顯微鏡(1000X)下，挑選在切片樣本中最大濾泡，進行細胞高度之測量(圖 2B)。

(五) 甲狀腺濾泡大小(thyroid follicle size, TFS)

在光學顯微鏡(1000X)下，挑選在切片樣本中最大濾泡，進行濾泡大小之測量，而濾泡大小之計算為：(長軸+短軸)/2 (圖 2C)。

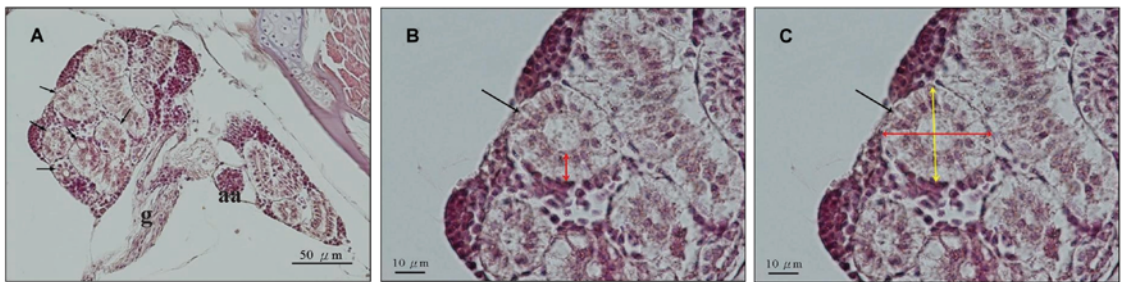


圖 2. 大吻鰕虎魚仔魚在光學顯微鏡下甲狀腺組織切片圖。A, 甲狀腺濾泡(400X), 黑箭頭; aa, 動脈; g, 鰓。B, 甲狀腺細胞高度(1000X), 在切片中選擇最大之甲狀腺濾泡(黑箭頭)測量上皮細胞自基底到頂點之距離(紅色雙向箭頭)。C, 甲狀腺濾泡大小(1000X), 在切片中選擇最大之甲狀腺濾泡(黑箭頭)測量長軸(紅色雙向箭頭)與短軸(黃色雙向箭頭)大小後取平均值。

Fig. 2. Photomicrographs of the thyroid gland tissues of *Rhinogobius gigas* larvae. A, thyroid follicles (400X) (black arrow): aa, afferent artery; g, gill; B, thyroid tissue section: thyroid cell height (1000X) measured from epithelial cell base to apex (the red two-way arrow) of the largest follicle (black arrow); C, thyroid follicle size (1000X) calculated from the long axis (red two-way arrow) and short axis (yellow two-way arrow) of the largest follicle (black arrow).

上述 3 種甲狀腺參數之計數，皆在光學顯微鏡下進行數位攝影後，藉由 Motic Images Plus 2.0 S 軟體進行測量。

五、統計分析

將 4 個鹽度變化處理組之日平均成長率、日平均死亡率與 TFN、TCH 及 TFS 等 3 種甲狀腺參數，以 3 次重複實驗期為區集(block)，分別進行隨機完全區集設計(randomized complete block design, RCBD)之變異數分析(ANOVA)，並且以事後比較之最小顯著差異(least significant difference, LSD)法進行同質性檢定，用以檢視本研究鹽度變化處理影響之顯著性與差異(沈 2007)。上述之統計分析，均經由 SPSS (ver.

12.0)套裝軟體來進行。

結果

一、不同鹽度變化處理下之成長率與死亡率

(一) 日平均成長率

變異數分析結果顯示，實驗第 1-10 天之日平均成長率在不同鹽度處理組間，有顯著差異($p=0.003$) (表 2)。其中，鹽度 30 ppt 25 天組之日平均成長率(\pm 標準誤) ($5.94\pm 0.51\%$, $n=45$) 顯著低於鹽度 15 ppt 25 天組($7.70\pm 0.45\%$, $n=45$)、鹽度由 15 ppt 轉為 2 ppt 組($7.82\pm 0.47\%$, $n=30$)及鹽度由 15 ppt 回到 30 ppt 組($8.23\pm 0.50\%$, $n=45$)，而後三者間無顯著差異(圖 3)。在

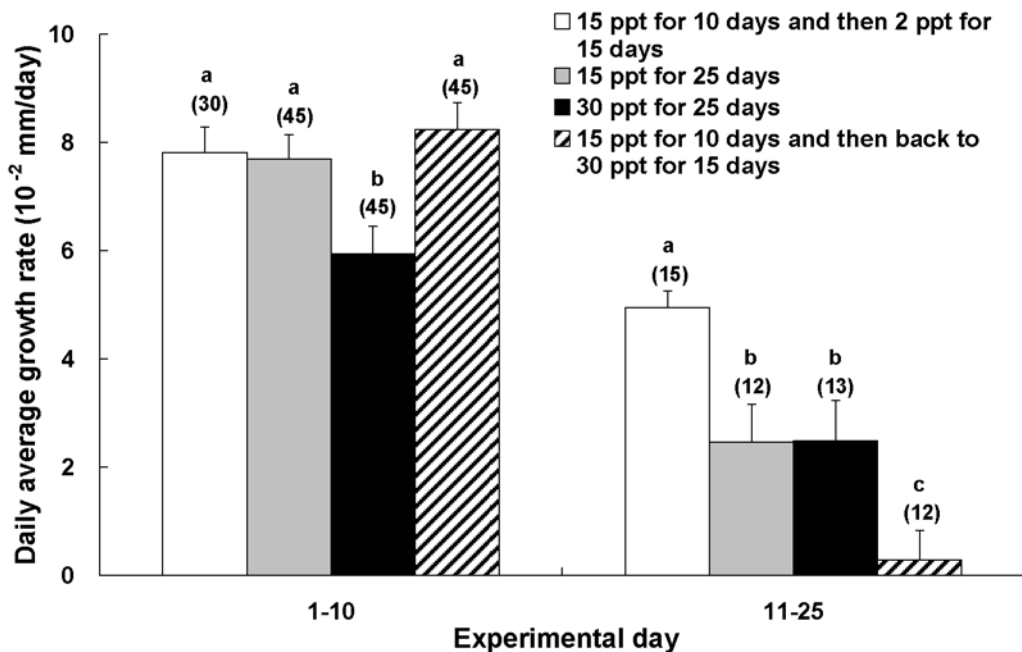


圖 3. 大吻鰕虎魚仔魚在 4 種不同鹽度變化處理下實驗期第 1-10 天與 11-25 天之日平均成長率。垂直線代表標準誤，括弧內為樣本數。a、b 及 c，相同字母代表在鹽度處理組間無顯著差異(最小顯著差異之多域檢測)。

Fig. 3. Daily average growth rates of *Rhinogobius gigas* larvae in 4 salinity change treatments during the experimental periods of 1-10 and 11-25 days (vertical lines, standard errors; sample sizes in the parentheses; a, b, and c, same letters not significantly different among the treatments by multiple range tests of the least significant difference).

表 2. 鹽度變化處理與實驗時間區集對大吻鰕虎魚仔魚在實驗期第 1-10 天與第 11-25 天日平均成長率與日平均死亡率影響之變異數分析表

Table 2. Analysis of variance for the effects of salinity change treatments and experimental time blocks on the daily average growth rate and daily mortality rate of *Rhinogobius gigas* larvae during the experimental periods of 1-10 days and 11-25 days

Days ¹	Source of variation	Sum of squares	df	Mean square	F	p
Daily average growth rate						
1-10	Salinity	138.8	3	46.3	4.81	0.003
	Block	74.7	2	37.3	3.88	0.023
	Error	1531.6	159	9.6		
11-25	Salinity	127.7	3	42.6	10.99	< 0.001
	Block	16.2	2	8.1	2.09	0.136
	Error	178.2	46	3.9		
Daily average mortality rate						
1-10	Salinity	0.325	3	0.108	0.763	0.555
	Block	0.73	2	0.036	0.256	0.782
	Error	0.854	6	0.142		
11-25	Salinity	0.818	3	0.273	1.678	0.270
	Block	0.309	2	0.155	0.952	0.437
	Error	0.975	6	0.162		

¹ Number of experimental days after the beginning of the experiments.

經第 10 天之鹽度變化處理後，所有鹽度處理組之日平均成長率均下降，並且以鹽度由 15 ppt 回到 30 ppt 組日平均成長率之下降最劇、鹽度由 15 ppt 轉為 2 ppt 組最緩(圖 3)。經變異數分析結果顯示，在實驗第 11-25 天，日平均成長率在不同鹽度處理組間，有顯著差異($p < 0.001$) (表 2)。其中，鹽度由 15 ppt 回到 30 ppt 組之平均日成長率($0.29 \pm 0.54\%$, $n=12$)顯著最低、鹽度由 15 ppt 轉為 2 ppt 組($4.95 \pm 0.31\%$, $n=15$)顯著最高，而鹽度 15 ppt 25 天組($2.47 \pm 0.70\%$, $n=12$)及鹽度 30 ppt 25 天組($2.49 \pm 0.74\%$, $n=13$)居中，且兩者間無顯著差異(圖 3)。

(二) 日平均死亡率

變異數分析結果顯示，實驗第 1-10 天之日平均死亡率在不同鹽度處理組間，沒有顯著差異($p=0.555$) (表 2)。其中，該 4 個鹽度處理之日平均死亡率，依高低分別為鹽度 30 ppt 25 天組($3.60 \pm 0.25\%$, $n=3$)、鹽度 15 ppt 25 天組($3.40 \pm 0.13\%$, $n=3$)、鹽度由 15 ppt 轉為 2 ppt 組($3.26 \pm 0.20\%$, $n=3$)及鹽度由 15 ppt 回到 30 ppt 組($3.16 \pm 0.18\%$, $n=3$) (圖 4)。在經第 10 天之鹽度變化處理後，除鹽度由 15 ppt 轉為 2 ppt 組之下降較為明顯外，其餘 3 個鹽度組之變化不明顯(圖 4)。經變異數分析結果顯示，在實驗第 11-25 天之日平均死亡率在不同鹽度處理組間，沒有顯著差異($p=0.270$) (表 2)。其中，

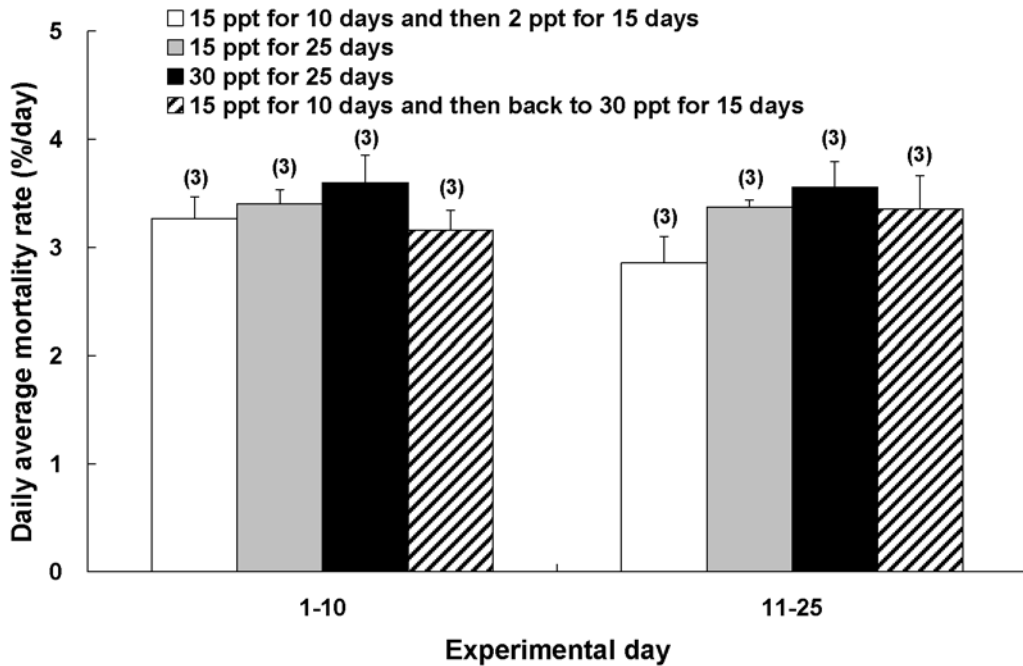


圖 4. 大吻鰕虎魚仔魚在 4 種不同鹽度變化處理下實驗期第 1-10 天與 11-25 天之日平均死亡率。垂直線代表標準誤，括弧內為樣本數。

Fig. 4. Daily average mortality rates of *Rhinogobius gigas* larvae in the 4 salinity treatments during the experimental periods of 1-10 and 11-25 days (vertical lines, standard errors sample sizes in the parentheses).

該 4 個鹽度處理之平均日死亡率，依高低分別為鹽度 30 ppt 25 天組(3.56±0.23%, n=3)、鹽度 15 ppt 25 天組(3.37±0.06%, n=3)、鹽度由 15 ppt 回到 30 ppt 組(3.35±0.31%, n=3)及鹽度由 15 ppt 轉為 2 ppt 組(2.85±0.25%, n=3) (圖 4)。

二、不同鹽度變化處理下之甲狀腺發育

在實驗起始(第 0 天)時，TFN、TCH 及 TFS 在本研究 3 次重複實驗期之間，無顯著差異 (TFN: $F_{2,29}=2.910$, $p=0.071$; TCH: $F_{2,29}=0.513$, $p=0.604$; TFS: $F_{2,29}=0.892$, $p=0.421$)；其平均值±標準差(n=32)為 TFN 之 7.88±1.39 個、TCH 之 7.54±0.74 μm 及 TFS 之 27.81±1.75 μm 。同時，在實驗起始時之仔魚全長，在本研究 3 次重複實驗期之間，亦無顯著差異($F_{2,29}=2.561$, $p=0.095$)；其平均值±標準差為 15.86±0.44 mm

(n=32)。

(一) 甲狀腺濾泡數(TFN)

變異數分析結果顯示，實驗第 10 天大吻鰕虎魚仔魚之 TFN 在不同鹽度處理組間，沒有顯著差異($p=0.946$) (表 3)。其中，該 4 個鹽度處理之 TFN，依高低分別為鹽度 15 ppt 25 天組(11.15±0.43 個, n=26)、鹽度由 15 ppt 轉為 2 ppt 組(11.0±0.47 個, n=21)、鹽度由 15 ppt 回到 30 ppt 組(11.00±0.43 個, n=29)及鹽度 30 ppt 25 天組(10.87±0.42 個, n=23) (圖 5A)。在經第 10 天之鹽度變化處理後，除鹽度由 15 ppt 轉為 2 ppt 組之上升較為明顯外，其餘 3 個鹽度組之變化不明顯(圖 5A)。經變異數分析結果顯示，在實驗第 25 天之 TFN 在不同鹽度處理組間，有顯著差異($p=0.019$) (表 3)。其中，鹽度由 15 ppt 轉為 2 ppt 組之 TFN (13.50±0.82 個，

n=8)，顯著高於鹽度 15 ppt 25 天組(10.44±0.71 個, n=9)，而鹽度 30 ppt 25 天組(11.75±0.59 個, n=8)及鹽度由 15 ppt 回到 30 ppt 組(11.75±0.53 個, n=8)，與上述兩鹽度處理組間無顯著差異(圖 5A)。此外，由單一鹽度處理組內之時間變

化來看，鹽度由 15 ppt 轉為 2 ppt 組之 TFN 在實驗開始(第 0 天)至第 25 天結束，有逐漸上升的現象；其餘 3 個鹽度處理組之 TFN，在實驗開始至第 10 天時俱上升的現象，而至第 25 天時之變化不顯著(圖 5A)。

表 3. 鹽度變化處理與實驗時間區集對大吻鰕虎魚仔魚在實驗開始後第 10 天與第 25 天甲狀腺濾泡數、甲狀腺細胞高度及甲狀腺濾泡大小影響之變異數分析表

Table 3. Analysis of variance for the effects of salinity change treatments and experimental time blocks on numbers, heights, and sizes of the thyroid follicles of *Rhinogobius gigas* larvae for 10 days and 25 days after the beginning of the experiments

Thyroid follicles	Days	Source of variation	Sum of squares	df	Mean square	F	p
Number	10	Salinity	1.6	3	0.5	0.12	0.946
		Block	55.5	2	27.7	6.49	0.002
		Error	397.5	93	4.3		
	25	Salinity	39.1	3	13.0	3.91	0.019
		Block	19.1	2	9.5	2.86	0.075
		Error	90.1	27	3.3		
Height	10	Salinity	153.9	3	51.3	9.91	< 0.001
		Block	24.2	2	12.1	2.34	0.102
		Error	481.1	93	5.2		
	25	Salinity	75.5	3	25.2	10.83	< 0.001
		Block	4.1	2	2.1	0.89	0.422
		Error	62.8	27	2.3		
Size	10	Salinity	356.3	3	118.8	6.09	0.001
		Block	51.0	2	25.5	1.31	0.276
		Error	1814.5	93	19.5		
	25	Salinity	322.9	3	107.6	5.28	0.005
		Block	11.2	2	5.6	0.28	0.762
		Error	550.7	27	20.4		

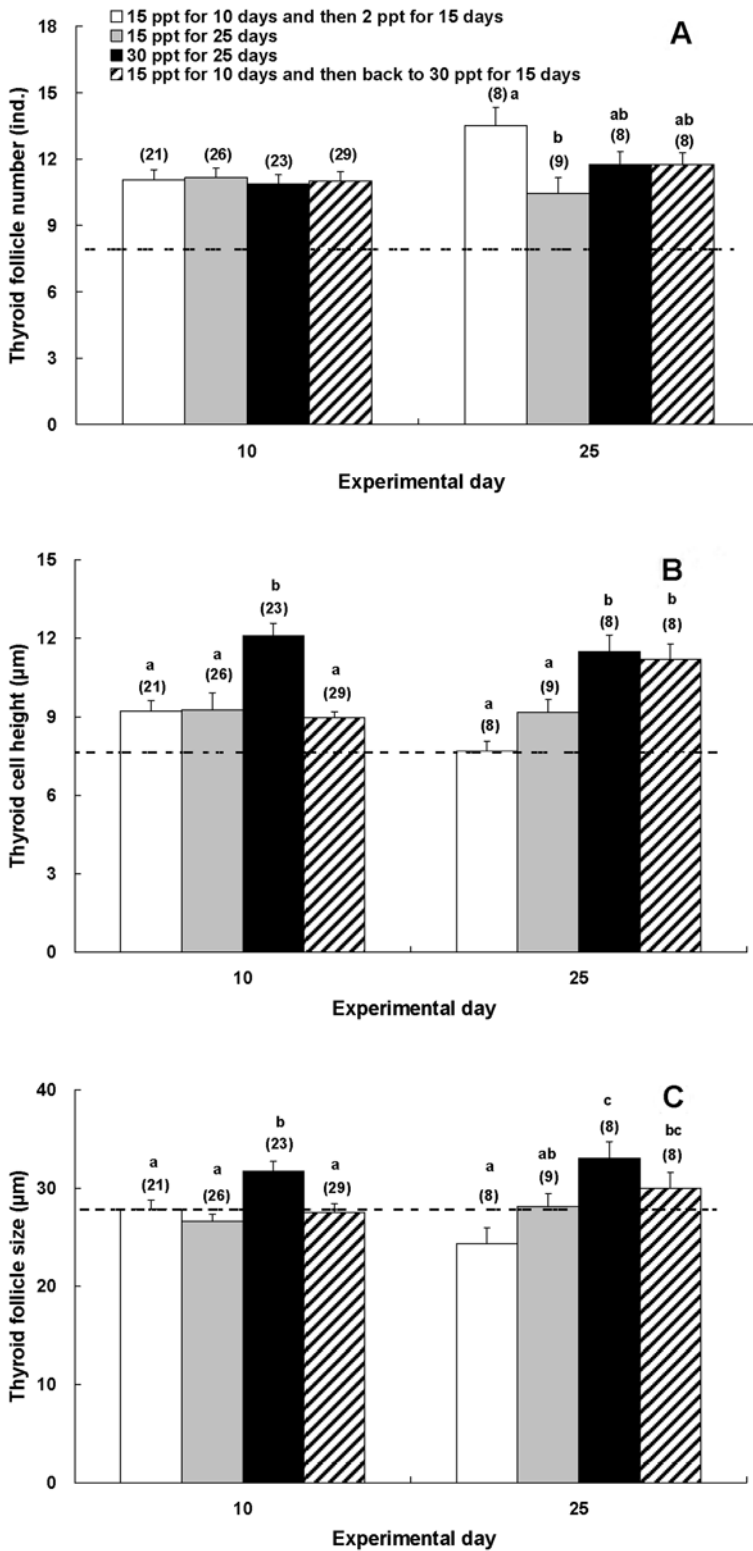


圖 5. 大吻鰕虎魚仔魚在 4 種不同鹽度變化處理下實驗開始第 10 天與 25 天之甲狀腺濾泡(A)、甲狀腺細胞高度(B)及甲狀腺濾泡大小(C)。水平虛線代表該甲狀腺參數在實驗起始時(第 0 天)之平均值，垂直線代表標準誤，括弧內為樣本數。a、b 及 c，相同字母代表在鹽度處理組間無顯著差異(最小顯著差異之多域檢測)。

Fig. 5. The thyroid follicle size (C) of *Rhinogobius gigas* larvae in the 4 salinity change treatments for 10 days and 25 days after the beginning of the experiments (horizontal dotted line, mean of thyroid parameter on the beginning date (date 0) of the experiment; vertical lines, standard errors; sample sizes in the parentheses; a, b and c, same letters not significantly different among the treatments by multiple range tests of the least significant difference).

(二) 甲狀腺細胞高度(TCH)

變異數分析結果顯示，實驗第 10 天大吻鰕虎魚仔魚之 TCH 在不同鹽度處理組間，有顯著差異($p < 0.001$) (表 3)。其中，鹽度 30 ppt 25 天組之 TCH ($12.09 \pm 0.49 \mu\text{m}$, $n=23$)，顯著高於其他 3 個鹽度處理組，而鹽度 15 ppt 25 天組 ($9.27 \pm 0.65 \mu\text{m}$, $n=26$)、鹽度由 15 ppt 轉為 2 ppt 組 ($9.22 \pm 0.41 \mu\text{m}$, $n=21$) 及鹽度由 15 ppt 回到 30 ppt 組 ($8.96 \pm 0.23 \mu\text{m}$, $n=29$) 等 3 組間，沒有顯著差異(圖 5B)。在經第 10 天之鹽度變化處理後，TCH 在鹽度由 15 ppt 轉為 2 ppt 組及鹽度由 15 ppt 回到 30 ppt 組中會分別因鹽度由高轉低及由低轉高之處理而減小及增大，而其餘 2 個鹽度組之變化不明顯(圖 5B)。經變異數分析結果顯示，在實驗第 25 天之 TCH 在不同鹽度處理組間，有顯著差異($p < 0.001$) (表 3)。其中，TCH 在鹽度 30 ppt 25 天組 ($11.49 \pm 0.63 \mu\text{m}$, $n=8$) 與鹽度由 15 ppt 回到 30 ppt 組 ($11.20 \pm 0.58 \mu\text{m}$, $n=8$) 間，無顯著差異，但這 2 個鹽度處理組顯著高於鹽度由 15 ppt 轉為 2 ppt 組 ($7.68 \pm 0.38 \mu\text{m}$, $n=8$) 與鹽度 15 ppt 25 天組 ($9.18 \pm 0.49 \mu\text{m}$, $n=9$)，而後 2 組間無顯著差異(圖 5B)。此外，由單一鹽度處理組內之時間變化來看，TCH 在實驗開始(第 0 天)至第 25 天結束，在鹽度由 15 ppt 轉為 2 ppt 組中有先升而後降回原點之現象；在鹽度由 15 ppt 回到 30 ppt 組中則有逐漸上升的現象，尤其後期明顯增加。在鹽度 15 ppt 25 天組與鹽度 30 ppt 25 天組等 2 組中，TCH 之變化情形相似，皆為先升而後持平之現象，惟鹽度 30 ppt 25 天組在前期之升幅較高(圖 5B)。

(三) 甲狀腺濾泡大小(TFS)

變異數分析結果顯示，實驗第 10 天大吻鰕虎魚仔魚之 TFS 在不同鹽度處理組間，有顯著差異($p = 0.001$) (表 3)。其中，鹽度 30 ppt 25 天組之 TFS ($31.72 \pm 1.01 \mu\text{m}$, $n=23$)，顯著高於其他 3 個鹽度處理組，而鹽度由 15 ppt 轉為 2 ppt 組 ($27.85 \pm 0.93 \mu\text{m}$, $n=21$)、鹽度由 15 ppt 回

到 30 ppt 組 ($27.54 \pm 0.88 \mu\text{m}$, $n=29$) 及鹽度 15 ppt 25 天組 ($26.62 \pm 0.73 \mu\text{m}$, $n=26$) 等 3 組間，沒有顯著差異(圖 5C)。在經第 10 天之鹽度變化處理後，TFS 在鹽度由 15 ppt 轉為 2 ppt 組及鹽度由 15 ppt 回到 30 ppt 組中會分別因鹽度由高轉低及由低轉高之處理而減小及增大，而其餘 2 個鹽度組之變化不明顯(圖 5C)。經變異數分析結果顯示，在實驗第 25 天之 TFS 在不同鹽度處理組間，有顯著差異($p = 0.005$)。其中，最高之 TFS 出現在鹽度 30 ppt 25 天組 ($33.06 \pm 1.70 \mu\text{m}$, $n=8$)，且與鹽度由 15 ppt 回到 30 ppt 組 ($29.99 \pm 1.60 \mu\text{m}$, $n=8$)，無顯著差異，最低之 TFS 出現在鹽度由 15 ppt 轉為 2 ppt 組 ($24.36 \pm 1.57 \mu\text{m}$, $n=8$)，且與鹽度 15 ppt 25 天組 ($28.14 \pm 1.28 \mu\text{m}$, $n=9$)，無顯著差異(圖 5C)。此外，由單一鹽度處理組內之時間變化來看，TFS 在實驗期間在鹽度 30 ppt 25 天組中有逐漸上升的現象，尤其是第 1-10 天之增加明顯；相對地，在鹽度 15 ppt 25 天組中 TFS 之變化不明顯。然而，在鹽度由 15 ppt 轉為 2 ppt 組與鹽度由 15 ppt 回到 30 ppt 組中，TFS 在第 1-10 天之變化亦不明顯，但在第 11-25 天則分別有下降與上升之現象(圖 5C)。

討 論

一、鹽度變化對仔魚成長與死亡之影響

兩側洄游魚類在早期生活史中，必須經歷棲息環境由海洋轉換至淡水河川之改變，所以鹽度是其必須面對的關鍵環境因子之一。鹽度能影響稚齡魚的存活，特別是在變態時期中的仔稚魚(DeSilva and Perera 1984)。鰕虎魚科魚類能夠成為太平洋熱帶島嶼溪流中之優勢物種，具廣鹽性(euryhaline)之特徵為其主要原因之一(Ryan 1991)。除成魚外，兩側洄游之鰕虎魚科魚類仔魚對鹽度亦有良好的耐受性(Iida *et al.* 2010)。

在本研究中模擬 4 組不同洄游鹽度變化處

理之結果指出，日平均成長率在 1-10 天鹽度為 30 ppt 之沿岸滯留處理組中，顯著低於其他 3 個鹽度處理組(鹽度均為 15 ppt)(圖 3)。該結果顯示，大吻鰕虎魚仔魚在此時期必須進入河口域停留，若因故滯留於高鹽度之沿岸水域，其成長會發生遲緩之現象。在經第 10 天之第二次鹽度變化處理後，鹽度由 15 ppt 轉為 2 ppt 組之日平均成長率，顯著高於鹽度 30 ppt 25 天組、鹽度由 15 ppt 回到 30 ppt 組、鹽度 15 ppt 25 天組等 3 個鹽度處理組，同時鹽度由 15 ppt 回到 30 ppt 組之日平均成長率發生明顯下降之現象(圖 3)。這些結果顯示，大吻鰕虎魚仔魚長期滯留於沿岸水域、河口域，或是由河口域再次回到沿岸等非低鹽度之環境裡，皆是不利其成長，唯有依時序順利由海洋進入河口域且漸進上溯進入低鹽度之淡水河川棲地裡，才能擁有最佳之成長。Iwata and Honma (1986) 對於川鰕虎魚之研究結果也顯示，順利進入淡水河川中之仔稚魚，其成長較佳(體長、體重皆最大)，反之若將其飼養於海水裡，成長明顯較差(體長、體重皆最小)。簡言之，在鹽度 30 ppt 25 天組與鹽度由 15 ppt 回到 30 ppt 組中之低成長率情形，均顯示高鹽度的海洋環境不利大吻鰕虎魚脊索上屈後期仔魚之成長發育；相對地，在鹽度漸次轉低之鹽度由 15 ppt 轉為 2 ppt 組中，仔魚用於滲透壓調節之能量較低且再加上時間適應等因素，其成長率因而最佳。

日平均死亡率在本研究中第 1-10 天與第 11-25 天之 4 個不同鹽度處理組間，皆無顯著差異(表 2, 圖 4)，這可能是由於大吻鰕虎魚為廣鹽性魚種，可以適應一定程度的鹽度變化，所以其死亡率在各鹽度變化處理組間，無顯著差異。然而，在死亡率之數值上，在鹽度維持 30 ppt 的鹽度 30 ppt 25 天組中一直是高於其他鹽度處理組的，再加上在實驗結束時鹽度由 15 ppt 轉為 2 ppt 組之死亡率是最低的(圖 4)，顯示高鹽度之環境不利於脊索上屈後期仔魚之存活，而低鹽度的環境才是存活最有利的條件。

Iida *et al.* (2010) 在日本禿頭鯊的成魚研究中指出，若將棲息於淡水環境中之成魚移入海水(33 ppt)環境，在 14 hr 後實驗個體全數死亡，顯示即使日本禿頭鯊仔魚在早期生活史中，有經歷過海洋浮游的階段，但是已棲息在低鹽度淡水河川中之成魚，仍無法在高鹽度之環境中存活。

綜合上述之研究結果顯示，進入脊索上屈後期之大吻鰕虎仔魚在高鹽度之海洋環境中是不利於其成長與存活的，意指即使是廣鹽性魚類，如果不配合其個體發育(ontogenesis)所應符合的環境狀態，會導致其成長率之下降，甚至於引發死亡。大吻鰕虎仔魚在溯河洄游期間，由表層浮游之脊索上屈後期仔魚階段發育進入底棲之稚魚階段時，經由半淡鹹水之河口域而形成漸進的鹽度改變過程(海洋—河口域—淡水河川)，使得河口域成為脊索上屈後期仔魚溯河時鹽度改變之緩衝區，以作為上溯淡水河川的滲透壓生理調節與適應。此現象與 Shen and Tzeng (2008) 之研究指出，日本禿頭鯊溯河仔魚會在中鹽度(14 ppt)的河口域環境停留之結果相似。然而，最終大吻鰕虎魚必須回到純淡水的河川中棲息，才能擁有最佳的成長與存活。

二、鹽度變化對甲狀腺發育與活動之影響

對大多數的脊椎動物而言，已知甲狀腺素可以控制身體大範圍生理上的改變，例如：生長發育、基礎代謝及體內平衡等(Yamano 2005)。就時序而言，TFN 在本研究之鹽度由 15 ppt 轉為 2 ppt 組中會隨著時間之增加而上升(圖 5A)，顯示 TFN 會隨著大吻鰕虎魚仔魚之個體發育而增加。在其他魚種方面，相似的研究結果有：在成長發育過程中三刺魚 *Gasterosteus aculeatus* 仔魚之 TFN 會不斷地增加(Sugisaki and Honma 1981)；在鮎屬魚類(*Sebastes*)之研究中亦發現，由新生仔魚發育至稚魚階段之 TFN，有持續增加的現象(Kang and Chang 2005)。此

外，其餘 3 個鹽度處理組之 TFN，在實驗第 11-25 天時變化不顯著之現象(圖 5A)，可能與其此時與環境鹽度適應相關之甲狀腺活動有關(如 TCH 與 TFS 之變大)。

在經歷由海洋遷移至河口域之鹽度變化時，甲狀腺之活動會影響牙鯨仔稚魚的滲透壓調節(Hiroi *et al.* 1997)。在脊索上屈後期仔魚至稚魚階段間之日本裸身鰕虎魚 *Gymnogobius urotaenia*，其 TCH 會隨著甲狀腺濾泡開始活化而逐漸增高，此時之 TFS 亦會隨著 TCH 之增高而增大，顯示該兩種甲狀腺參數間存有正向的關聯(Harada *et al.* 2003)。TCH 與 TFS 在本研究第 1-10 天之鹽度 30 ppt 25 天組中，顯著高於其他 3 個鹽度處理組，並且在第 11-25 天之鹽度 30 ppt 25 天組與鹽度由 15 ppt 回到 30 ppt 組中，亦同時高於鹽度由 15 ppt 轉為 2 ppt 組與鹽度 15 ppt 25 天組(圖 5B, 5C)。這些結果顯示，大吻鰕虎魚仔魚甲狀腺活動在高鹽度之海洋環境時為最高、在鹽度漸小的鹽度由 15 ppt 轉為 2 ppt 組中為最低，而在鹽度由 15 ppt 回到 30 ppt 組中因鹽度由低轉高之處理，而導致其甲狀腺活動有急劇上升的情形(圖 5B)。本研究之結果與 Iwata and Honma (1986) 在川鰕虎魚之研究結果相似：在海水鹽度處理組中之仔魚具高 TCH 之現象，顯示甲狀腺濾泡在此處理組中呈現活躍的狀態；相對地，TCH 在低鹽度(2 ppt)處理組中很低，甲狀腺濾泡在此處理組中呈現不活躍的狀態；另外，若將正上溯進入河川中的仔魚，移至海水環境裡，則甲狀腺濾泡又會回到活躍的狀態。綜言之，此等 TCH 及 TFS 會因為外在高鹽度環境而活化、增大的結果，可能就是該等仔魚為了在高鹽度環境下進行較高負荷之滲透壓調節而導致的現象，因此滯留在沿岸水域中之大吻鰕虎魚仔魚，會付出甲狀腺活動增高之代價，而順利經由河口域上溯進入低鹽度淡水河川棲息地之仔魚則否。

一般而言，魚類甲狀腺濾泡在孵化後幾天

內就會出現，特別是卵生物種之濾泡在孵化時就會出現(Kang and Chang 2005; Yamano 2005)。在本研究中觀察實驗開始前大吻鰕虎魚仔魚甲狀腺之組織切片中，就發現已具有甲狀腺濾泡的存在，這表示該仔魚在進入河口域之前，其濾泡就已經開始發育，因此在本研究中鹽度變化之處理，會影響大吻鰕虎魚甲狀腺活動的強度，而與甲狀腺濾泡的起始發育無關。此外，大吻鰕虎魚在脊索上屈後期仔魚之 TCH 與 TFS 在進入純淡水環境後變小之現象，在川鰕虎魚與三刺魚之研究中，亦有發現相似的結果。川鰕虎魚稚魚欲從海洋進入河口域時，甲狀腺濾泡呈現高度活化的狀態且 TCH 很高；而進入淡水河川後，甲狀腺濾泡漸漸不活化且 TCH 變低(Iwata and Honma 1986)。在 Sugisaki and Honma (1981) 研究亦發現，若將三刺魚稚魚飼養於淡水中 1 個月，其甲狀腺濾泡有明顯退化的現象。

三、大吻鰕虎魚之生存策略

沿岸地區與河口域因為河川沖刷、人為活動及浮游植物行光合作用等因素，含有大量營養鹽且初級生產力較其他水域高(Wootton 1992)。一般而言，大吻鰕虎魚仔魚在海洋浮游期時不會離開沿岸水域太遠(蕭 1998)。春季，通常是藻類爆發(spring algal bloom)的時期(Tang *et al.* 2003)。配合此時間點，使得仔魚能在高生產力的環境下，快速完成其海洋浮游期之成長，進而上溯進入河川之成魚棲息地。這種獨特的生殖策略，可能為大吻鰕虎魚利用自然資源的一種最適方式；在幼齡仔魚之脆弱時期，避開水流湍急、生產力低且易遭捕食的河川淺水環境，而選擇環境穩定、生產力高及面積較為寬廣之沿岸水域作為哺育場所，同時亦有利於仔魚的擴散及被捕食率之降低。兩側洄游的鰕虎魚類仔稚魚，在回到河川後，會開始不斷地向上游遷移，並且具有攀爬陡峭岩壁、瀑布的能力，而可以分布與上溯一段很長的距離

(McDowall 2004)。最後，已成長至一定大小的大吻鰕虎魚，洄游棲息在河川中所遭遇捕食者的機率會比體型小的仔魚低，其在河川中能選擇的食物顆粒範圍也較仔魚大，這些條件均使得大吻鰕虎魚能在台灣東部湍急河川的魚類相中，占有高豐度優勢的地位。

謝 誌

感謝審查委員們細心審查並提供寶貴意見，使本文更加完善，謹此致上誠摯之謝意。感謝台灣東部花蓮溪出海口原住民朋友們，在本研究大吻鰕虎魚仔魚樣本採集時熱心的協助。感謝慈濟大學生命科學系陳俊堯教授組織切片技術的指導與協助。

引用文獻

- 沈明來。2007。生物統計學入門(第五版)。九州圖書。
- 唐嘯塵、劉曉春、林浩然。2010。斜帶石斑魚仔魚變態過程中甲狀腺的發育變化。水生生物學報 34(1): 210-214。
- 陳義雄、方力行。1999。台灣淡水及河口魚類誌。國立海洋生物博物館籌備處。
- 蕭仁傑。1998。秀姑巒溪洄游性鰕虎魚初期生活史與資源量。國立清華大學碩士論文。
- Aonuma, Y. and I. S. Chen. 1996. Two new species of *Rhinogobius* (Pisces, Gobiidae) from Taiwan. *Journal of Taiwan Museum* 49(1): 7-13.
- Barbara, I. E. and R. D. Fernald. 1990. Metamorphosis and fish vision. *Journal of Neurobiology* 21(7): 1037-1052.
- Brown, D. D. 1997. The role of thyroid hormone in zebrafish and axolotl development. *Developmental Biology* 94: 13011-13016.
- Chen, I. S. and K. T. Shao. 1996. A taxonomic review of the gobiid fish genus *Rhinogobius* Gill, 1859, from Taiwan, with descriptions of three new species. *Zoological Studies* 35 (3): 200-214.
- DeSilva, S. S. and M. K. Perera. 1984. Digestibility in *Sarotherodon niloticus* fry: Effect of dietary protein level and salinity with further observations on variability in daily digestibility. *Aquaculture* 38: 293-306.
- Harada, Y., S. Harada, I. Kinoshita, M. Tanaka and M. Tagawa. 2003. Thyroid gland development in a neotenic goby (ice goby, *Leucopsarion petersii*) and a common goby (ukigori, *Gymnogobius urotaenia*) during early life stages. *Zoological Science* 20: 883-888.
- Hirata, Y., H. Krokura and S. Kasahara. 1989. Effects of thyroxine and thiourea on the development of larval red sea bream *Pagrus major*. *Nippon Suisan Gakkaishi* 55(7): 1189-1195.
- Hiroi, J., Y. Sakakura, M. Tagawa, T. Seikai and M. Tanaka. 1997. Development changes in low-salinity tolerance and responses of prolactin, cortisol and thyroid hormones to low-salinity environment in larvae and juveniles of Japanese flounder (*Paralichthys olivaceus*). *Zoology Science* 14: 987-992.
- Iida, M., S. Watanabe, Y. Yamada, C. Lord, P. Keith and K. Tsukamoto. 2010. Survival and behavioral characteristics of amphidromous goby larvae of *Sicyopterus japonicus* (Tanaka, 1909) during their downstream migration. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 383: 17-22.
- Iwata, Y. and Y. Honma. 1986. Thyroid activity of juvenile goby, *Rhinogobius brunneus* (Temminck et Schlegel), in relation to its upstream migration. *Sado Marine Biological Station, Niigata University* 16: 1-8.

- Kang, D. Y. and Y. J. Chang. 2005. Development of thyroid follicles and changes in thyroid hormones during the early development of Korean rockfish *Sebastes schlegeli*. *Journal of the World Aquaculture Society* 36(2): 157-164.
- Keith, P., T. B. Hoareau, C. Lord, O. Ah-Yane, G. Gimonneau, T. Robinet and P. Valade. 2008. Characterisation of post-larval to juvenile stages, metamorphosis and recruitment of an amphidromous goby, *Sicyopterus lagocephalus* (Pallas) (Teleostei: Gobiidae: Sicydiinae). *Marine and Freshwater Research* 59: 876-889.
- McDowall, R. M. 2004. Ancestry and amphidromy in island freshwater fish faunas. *Fish and Fisheries* 5: 75-85.
- Miwa, S. and Y. Inui. 1987. Histological changes in the pituitary-thyroid axis during spontaneous and artificially-induced metamorphosis of larvae of the flounder *Paralichthys olivaceus*. *Cell and Tissue Research* 249: 117-123.
- Miwa, S., M. Tagawa, Y. Inui and T. Hirano. 1988. Thyroxin surge in metamorphosing flounder larvae. *General and Comparative Endocrinology* 70: 158-163.
- Ryan, P. A. 1991. The success of the Gobiidae in tropical Pacific insular streams. *New Zealand Journal of Zoology* 18: 25-30.
- Shen, K. N. and W. N. Tzeng. 2002. Formation of a metamorphosis check in otoliths of the amphidromous goby *Sicyopterus japonicus*. *Marine Ecology Progress Series* 228: 205-211.
- Shen, K. N. and W. N. Tzeng. 2008. Reproductive strategy and recruitment dynamics of amphidromous goby *Sicyopterus japonicus* as revealed by otolith microstructure. *Journal of Fish Biology* 73: 2497-2512.
- Sugisaki, T. and Y. Honma. 1981. Thyroid activity of the juvenile threespine stickleback, *Gasterosteus aculeatus*, reared in different salinities of water. *Sado Marine Biological Station, Niigata University* 11: 11-19.
- Tagawa, M. and M. Aritaki. 2005. Production of symmetrical flatfish by controlling the timing of thyroid hormone treatment in spotted halibut *Verasper variegates*. *General and Comparative Endocrinology* 141: 184-189.
- Tang, D., D. R. Kester, I. H. Ni, Y. Qi and H. Kawamura. 2003. In situ and satellite observations of a harmful algal bloom and water condition at the Pearl River estuary in late autumn 1998. *Harmful Algae* 2(2): 89-99.
- Wootton, R. J. 1992. Feeding ecology in the open oceans. pp. 110-112. *In: R. J. Wootton (ed.). Fish Ecology*. Chapman and Hall, New York.
- Yamano, K. 2005. The role of thyroid hormone in fish development with reference to aquaculture. *Japan Agricultural Research Quarterly* 39(3): 161-168.
- Youson, J. Y. 1988. First metamorphosis. pp. 135-196. *In: W. S. Hoar and D. J. Randall (eds.). The Physiology of Developing Fish*. Academic Press, San Diego.