ระบบสืบพันธุ์แบบข้ามเพศ (เพศเมียเปลี่ยนเป็นเพศผู้) ของปลากระดูกแข็ง Protogynous Hermaphrodite of Teleost Fishes

ดร.ขจรเกียรติ์ ศรีนวลสม
อาจารย์
คณะเทคโนโลยีการประมงและทรัพยากรทางน้ำ
มหาวิทยาลัยแม่โจ้

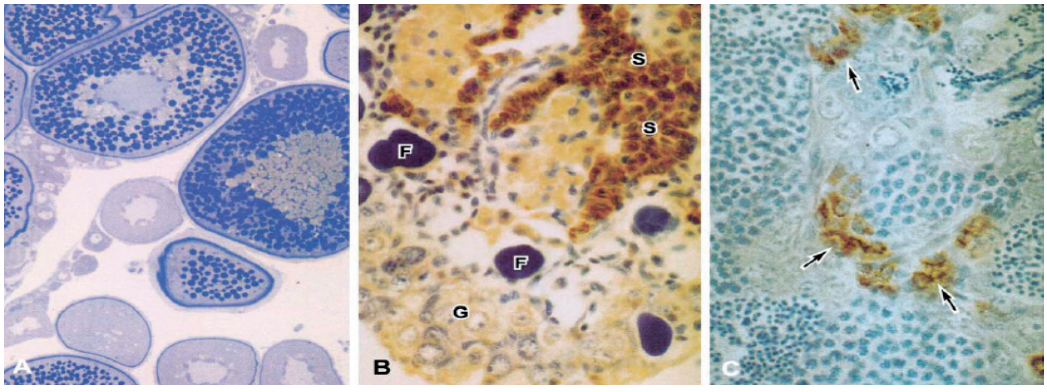
ดร.รักพงษ์ เพชรคำ
ผู้ช่วยศาสตราจารย์
ภาควิชาประมง คณะเกษตรศาสตร์
มหาวิทยาลัยขอนแก่น

โดยส่วนใหญ่ปลากระดูกแข็งมีระบบสืบพันธุ์แบบแยกเพศ คิดเป็นสัดส่วนประมาณร้อยละ 88 ของจำนวนประชากรปลาทั้งหมด ส่วนที่เหลืออีกร้อยละ 12 มีระบบสืบพันธุ์แบบข้ามเพศ หรือเปลี่ยนเพศ ซึ่งเป็นระบบสืบพันธุ์แบบกระเทย ที่เรียกว่า “hermaphrodite” (Chan & Yeung, 1983) ระบบสืบพันธุ์แบบนี้ปลามีอวัยวะเพศที่แสดงลักษณะทั้งสองเพศบนอวัยวะเพศอันเดียวกัน ซึ่งแบ่งออกเป็น 2 กลุ่ม คือ ลักษณะที่ปลามีการสร้างรังไข่และอัณฑะในช่วงเวลาเดียวกัน (simultaneous hermaphrodite) และช่วงเวลาต่างกัน (sequential hermaphrodite) โดยอวัยวะเพศที่แสดงลักษณะทั้งสองเพศในช่วงเวลาต่างกันนั้น แบ่งออกได้ 2 กลุ่มย่อย ได้แก่ กลุ่มที่ 1 Protandrous hermaphrodite (ปลามีเพศแรกเป็นเพศผู้) เมื่อปลาเพศผู้เติบโตถึงวัยเจริญพันธุ์ ก็จะข้ามเพศ-เปลี่ยนเพศเป็นเพศเมีย และกลุ่มที่ 2 Protogynous hermaphrodite (ปลามีเพศแรกเป็นเพศเมีย) เมื่อปลาเพศเมียเติบโตถึงวัยเจริญพันธุ์ ก็จะข้ามเพศ-เปลี่ยนเพศเป็นเพศผู้ ซึ่งปลากลุ่มนี้มีจำนวนมากที่สุดในกลุ่ม sequential hermaphrodite (Devlin & Nagahama, 2002; Larson, 2011) โดยเนื้อหาในบทความนี้ผู้เขียนขอนำเสนอเฉพาะประเด็นระบบสืบพันธุ์แบบข้ามเพศ-เปลี่ยนเพศของปลากระดูกแข็งที่มีระบบสืบพันธุ์เพศเมียและเปลี่ยนเพศมีระบบสืบพันธุ์เพศผู้ หรือเรียกว่า “โปรโตจีนัสเฮอร์มาโฟรไดท์ (protogynous hermaphrodite)”

ชนิดปลาที่มีระบบสืบพันธุ์แบบนี้พบทั้งหมด 5 อันดับ 23 วงศ์ คือ อันดับ Anguilliformes มี 1 วงศ์ ได้แก่ Muraenidae อันดับ Cypriniformes มี 1 วงศ์ ได้แก่ Cyprinidae อันดับ

Cyprinodontiformes มี 1 วงศ์ ได้แก่ Poeciliidae อันดับ Perciformes มี 19 วงศ์ ได้แก่ Callanthiidae, Centracanthidae, Cichlidae, Cirrhitidae, Gobiidae, Grammatidae, Labridae, Lethrinidae, Malacanthidae, Nemipteridae, Pinguipedidae, Pomacanthidae, Pomacentridae, Pseudochromidae, Scaridae, Serranidae, Sparidae, Terapontidae และ Trichonotidae และอันดับ Synbranchiformes มี 1 วงศ์ ได้แก่ Synbranchidae ส่วนใหญ่อาศัยอยู่ในทะเลตามแนวปะการัง เช่น กลุ่มปลากะรัง ปลานกขุนทอง ปลาสลิดหิน และ ปลานกแก้ว เป็นต้น สำหรับปลาที่อาศัยอยู่ในน้ำจืดและมีระบบสืบพันธุ์แบบนี้มีอยู่เพียง 1 ชนิด คือ ปลาไหลนา อยู่ในวงศ์ Synbranchidae พบ 2 สปีชีส์ ได้แก่ *Monopterus albus* และ *Synbranchus marmoratus* (Devlin & Nagahama, 2002) จากแบบจำลองโมเดลการเปลี่ยนเพศแบบ “Regular model” พบปลาเพศเมียของปลากลุ่มนี้ หลังจากที่มีการวางไข่หนึ่งครั้งหรือมากกว่านั้น รังไข่จะเริ่มมีกระบวนการสร้างเนื้อเยื่ออัณฑะภายใน ovarian lamellae และในที่สุดอวัยวะสืบพันธุ์เปลี่ยนเป็นอัณฑะ ปลาเพศเมียมีการเปลี่ยนเพศเป็นเพศผู้โดยสมบูรณ์ (Pandian, 2011b)

เมื่อพิจารณาทฤษฎีการเปลี่ยนเพศ (sex change theory) พบการเปลี่ยนเพศของปลากลุ่มนี้มีความสัมพันธ์กับขนาดลำตัวหรืออายุ โดยเมื่อปลามีขนาดเล็กหรืออายุน้อยส่วนใหญ่จะมีเพศใดเพศหนึ่งและเปลี่ยนเพศเป็นเพศอื่นเมื่อมีขนาดใหญ่ขึ้นหรือมีอายุมากขึ้น (Allsop, 2003) นอกจากนี้ทฤษฎีการคาดการณ์ขนาดลำตัวและอายุ พบปลาที่มีระบบสืบพันธุ์แบบ protogynous hermaphrodite มีการเปลี่ยนเพศเมื่อปลามีขนาดความยาวลำตัวประมาณร้อยละ 79 ของขนาดความยาวลำตัวที่เติบโตเต็มที่ และมีอายุประมาณ 2.5 เท่าก่อนถึงช่วงอายุที่เติบโตเต็มที่หรือเจริญพันธุ์ (Allsop & West, 2003) ซึ่งขณะที่มีการเปลี่ยนเพศจะมีการเปลี่ยนแปลงโครงสร้างของอวัยวะสืบพันธุ์ เนื้อเยื่อรังไข่ของปลาจะเสื่อมและหดหายไปเหลือเพียงผนังรังไข่ ขณะเดียวกันมีการพัฒนาของเนื้อเยื่ออัณฑะ (Pandian, 2011b) โดยสามารถแบ่งระยะการเปลี่ยนแปลงของอวัยวะสืบพันธุ์ของปลากลุ่มนี้ออกได้ 3 ระยะ คือ ระยะที่มีระบบสืบพันธุ์เป็นเพศเมีย ระยะที่มีการเปลี่ยนเพศ และระยะที่มีระบบสืบพันธุ์เป็นเพศผู้ ซึ่งระยะที่มีระบบสืบพันธุ์เป็นเพศเมียนั้นจะสังเกตพบพัฒนาการของไข่ได้ทุกระยะ และพัฒนาการของไข่จะมีความสัมพันธ์กับขนาดความยาวลำตัวของปลาที่มีการเติบโตขึ้น ระยะช่วงที่มีการเปลี่ยนเพศอาจแบ่งเป็น 2 ระยะย่อย คือ ระยะแรกของการเปลี่ยนเพศ เซลล์ spermatogonia เกิดขึ้น ขณะที่เซลล์ไข่ระยะ perinucleolar oocyte มีการเสื่อมสภาพ และระยะสุดของการเปลี่ยนเพศมีการก่อตัวขึ้นของ seminiferous lobules และ พบเซลล์ spermatogonia แพร่กระจายขยายไปตามรังไข่ที่เสื่อมสภาพ สำหรับระยะที่มีระบบสืบพันธุ์เป็นเพศผู้ มีกระบวนการสร้างน้ำเชื้อ (spermatogenesis) และสังเกตพบเซลล์สืบพันธุ์เพศผู้ทุกระยะในอวัยวะสืบพันธุ์ (ภาพที่ 1-2) (Teixeira et al., 2004; Spadella et al., 2005; Kokokiris et al., 2006)



(ก) (ข) (ค)

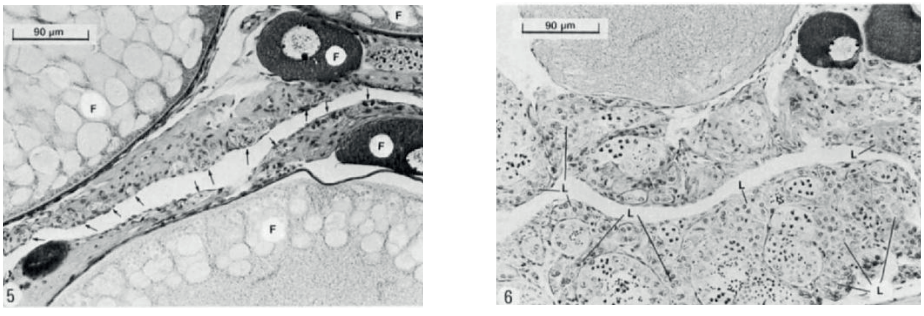
ภาพที่ 1 การเปลี่ยนแปลงลักษณะของอวัยวะสืบพันธุ์ปลานกขุนทอง (*Thalassoma duperrey*) ระหว่างที่มีการเปลี่ยนเพศ

ที่มา: Devlin & Nagahama (2002)

หมายเหตุ (ก) ลักษณะรังไข่ก่อนที่จะเปลี่ยนเพศ (แสดง vitellogenic follicles)

(ข) อวัยวะสืบพันธุ์ช่วงระหว่างการเปลี่ยนเพศ (แสดง atretic follicle; F = putative spermatogonia, G = steroid-producing, S = steroid-producing cells are positive to *P*450 cholesterol side chain cleavage enzyme (*P*450scc) immunostaining)

(ค) ลักษณะอัณฑะหลังจากเปลี่ยนเพศ (แสดงเซลล์สืบพันธุ์เพศผู้ระยะต่าง ๆ และลูกศรแสดงเซลล์เลย์ดิก)



(ก) (ข)

ภาพที่ 2 ภาพตัดตามขวางอวัยวะสืบพันธุ์ของปลาไหลนา (*Monopterus albus*)

ที่มา: ดัดแปลงจาก Chan & Yeung (1983)

หมายเหตุ (ก) ลักษณะอวัยวะสืบพันธุ์ของปลาไหลนาเพศเมียช่วงที่มีการเปลี่ยนเพศ (แสดง maturing oocytes, F)

(ข) ลักษณะอวัยวะสืบพันธุ์ของปลาไหลนาช่วงที่มีสองเพศ (แสดง interstitial Leydig cell, L)

จากภาพที่ 1 และ 2 Devlin & Nagahama (2002) และ Chan & Yeung (1983) ชี้ให้เห็นการเปลี่ยนแปลงของอวัยวะสืบพันธุ์ (รังไข่) ของปลานกขุนทองและปลาไหลนา ช่วงก่อนที่จะมีการเปลี่ยนเพศ ช่วงที่มีการเปลี่ยนเพศ และช่วงที่มีการเปลี่ยนเพศเป็นเพศผู้สมบูรณ์แล้ว ซึ่งภาพที่ 2 (ก) แสดงลักษณะอวัยวะสืบพันธุ์ของปลาไหลนาเพศเมียช่วงที่มีการเปลี่ยนเพศ พบเซลล์สืบพันธุ์เพศผู้ในอวัยวะสืบพันธุ์ (ปลายลูกศร) ตั้งอยู่ตามแนวขอบด้านในของ gonadal lamellae แต่อย่างไรก็ตามก็ยังพบเซลล์ไข่ที่เจริญเต็มที่ (maturing oocytes) อยู่ที่รอบด้านนอก สำหรับภาพที่ 2 (ข) แสดงลักษณะอวัยวะสืบพันธุ์ของปลาไหลนาช่วงที่มีสองเพศ ซึ่งจะพบการพัฒนาของเซลล์ interstitial Leydig เกิดขึ้นอย่างสม่ำเสมอกับการแพร่กระจายของเซลล์สืบพันธุ์เพศผู้ระหว่างเปลี่ยนเพศตามธรรมชาติ (Chan & Yeung, 1983)

ตามธรรมชาติการเปลี่ยนเพศของปลากลุ่มนี้แต่ละชนิดมีระยะเวลาที่แตกต่างกันออกไป อาจใช้เวลาเป็นสัปดาห์หรือเป็นเดือนกว่าจะเปลี่ยนเพศสมบูรณ์ (Devlin & Nagahama, 2002) ทั้งนี้ขึ้นอยู่กับปัจจัยหลายอย่าง เช่น ชนิดของอาหารที่ปลาได้รับ สัดส่วนเพศ สภาพแวดล้อม หรือสภาวะทางสังคมของกลุ่มประชากรปลาในขณะนั้น เป็นต้น ซึ่งจากการศึกษาระยะเวลาในการเปลี่ยนแปลงของอวัยวะสืบพันธุ์เพื่อเปลี่ยนเพศเป็นเพศผู้โดยสมบูรณ์ของปลาในวงศ์ Labridae, Scaridae, Pomacanthidae และ Gobiidae ภายใต้เงื่อนไขการทดลองที่ไม่มีเพศผู้ พบว่าระยะเวลาในการเปลี่ยนเพศเป็นเพศผู้โดยสมบูรณ์ อยู่ระหว่าง 17 – 25 วัน (Pandian, 2011b) (ตารางที่ 1)

ตารางที่ 1 ระยะเวลาในการเปลี่ยนเพศเป็นเพศผู้โดยสมบูรณ์ของปลาบางชนิด

วงศ์ /ชนิดปลา	ระยะเวลาในการเปลี่ยนเพศ (วัน)	เอกสารอ้างอิง
Labridae		
Bodianus rufus	7–10	Hoffman et al. (1985)
Labroides dimidiatus	17	Nakashima et al. (2000)
Halichoeres melanurus	14–21	Sakai et al. (2002)
Scaridae		
Sparisoma radians	12–18	Munoz & Warner (2003)
Pomacanthidae		
Genicanthus watanabei	25	Hioki et al. (1995)
Apolemichthys trimaculatus	25	Hioki and Susuki (1995)
Centropyge vroliki	10–16	Sakai et al. (2003)

ตารางที่ 1 (ต่อ)

วงศ์ /ชนิดปลา	ระยะเวลาในการเปลี่ยนเพศ (วัน)	เอกสารอ้างอิง
C. fisheri	6	Hioki & Susuki (1996)
C. acanthrops	8	Aldenhoven (1984)
C. bicolor	<20	Sakai et al. (2003)
Gobiidae		
Coryphopterus personatus	20	Cole & Robertson (1988)
C. glaucofraenatum	20	Cole & Shapiro (1992)
Lythrypnus zebra	14	St Mary (1996)

ที่มา: Pandian (2011b)

ปัจจัยแวดล้อมที่สามารถชักนำให้เกิดการเปลี่ยนเพศของปลากลุ่มนี้ เช่น อัตราความหนาแน่น สัดส่วนเพศ และสภาวะทางสังคมหรือการรวมฝูงของกลุ่มประชากรปลา เช่นตัวอย่างการศึกษาของ Lejeune (1987) รายงานว่าความหนาแน่นของปลานกขุนทอง (*Coris julis*) ที่เลี้ยงไว้มีผลต่อพฤติกรรมทางสังคมและการเปลี่ยนเพศ เมื่อทำการเลี้ยงปลานกขุนทองที่ความหนาแน่นสูงจะมีผลให้มีการเปลี่ยนแปลงเพศและมีสัดส่วนของเพศผู้ที่เลี้ยงไว้เพิ่มขึ้น นอกจากนี้ด้วยลักษณะที่ปลากลุ่มนี้ช่วงแรกปลามีระบบสืบพันธุ์เพศเมียและเปลี่ยนเพศมีระบบสืบพันธุ์เพศผู้เมื่อปลามีขนาดใหญ่ขึ้นหรืออายุมากขึ้น ดังนั้นจึงส่งผลให้สัดส่วนปลาเพศเมียมีจำนวนมากกว่าปลาเพศผู้ในประชากรทั้งหมด สอดคล้องกับทฤษฎีการจัดสรรเพศ (sex allocation theory) ที่ระบุว่าสัดส่วนเพศเอนเอียงตามเพศแรก ซึ่งปลาที่มีระบบสืบพันธุ์แบบ protogynous hermaphrodite เพศแรกเป็นปลาเพศเมีย เมื่ออายุมากขึ้นเปลี่ยนเพศเป็นเพศผู้ ช่วงที่เป็นเพศผู้มีค่าการสืบพันธุ์ (reproductive value) เพิ่มขึ้นเร็วกว่าเพศเมีย (Allsop, 2003; Allsop & West, 2004) และด้วยเหตุผลที่ปลาเพศเมียมีขนาดลำตัวเล็กกว่าปลาเพศผู้ ดังนั้นเมื่อมีการรวมกลุ่มปลาส่วนใหญ่เป็นปลาเพศเมีย ภายในกลุ่มจึงมีปลาขนาดลำตัวเล็ก เกิดการชักนำให้ปลามีการเปลี่ยนเพศเป็นเพศผู้ที่มีขนาดลำตัวที่ใหญ่กว่า เมื่อปลาเพศผู้เกิดขึ้นในกลุ่มก็จะยับยั้งการเปลี่ยนเพศของปลา (Larson, 2011) ซึ่งพฤติกรรมของปลาลักษณะนี้มีส่วนเกี่ยวข้องกับสภาวะทางสังคมหรือการรวมกลุ่มที่สามารถชักนำให้เกิดการเปลี่ยนเพศของปลาได้ ดังนั้นสภาวะทางสังคมมีส่วนสำคัญต่อการสืบพันธุ์ของปลากลุ่มนี้โดยสามารถกระตุ้นหรือยับยั้งทางเพศได้ (Perry & Grober, 2003) ซึ่ง Pandian (2011a) กล่าวว่าสัดส่วนเพศของปลาส่งผลต่อพฤติกรรมทางสังคมของปลา และมีบทบาทในการชักนำการเปลี่ยนเพศของปลากลุ่มนี้อย่างมากแทนที่จะเป็นปัจจัยเรื่องของขนาดลำตัวปลา

นอกจากนี้การทำการประมงก็อาจมีส่วนส่งเสริมให้มีการเปลี่ยนเพศของปลากลุ่มนี้ที่อาศัยอยู่ตามแนวปะการัง เช่น กลุ่มปลากะรัง ปลานกขุนทอง ปลาสลิดหิน และ ปลานกแก้ว ได้ เช่นการทำการประมงจับปลากะรัง (*Mycteroperca microlepis*) เฉพาะปลาที่มีขนาดใหญ่ ซึ่งเป็นเพศผู้ ทำให้เกิดอัตราการตายของปลาเพศผู้เพิ่มขึ้น การทำการประมงทำให้เกิดการตัดทอนการกระจายอายุ และจำนวนปลาเพศผู้ในธรรมชาติให้มีจำนวนน้อยลงทำให้สัดส่วนเพศของปลาเพศเมียสูงขึ้นจากอัตราการตายของปลาเพศผู้ ในธรรมชาติจึงมีการชดเชยปลาเพศผู้ โดยมีการเปลี่ยนเพศของปลาเพศเมียที่เติบโตขึ้นและมีขนาดหรืออายุที่เหมาะสมที่เปลี่ยนเพศได้ (Heppell et al., 2006)

ทั้งนี้จากข้อมูลที่กล่าวมาข้างต้นไม่ว่าเรื่องความสัมพันธ์การเปลี่ยนเพศกับทฤษฎีการเปลี่ยนเพศ ทฤษฎีการคาดการณ์ช่วงเวลาที่ปลาจะมีการเปลี่ยนเพศ การเปลี่ยนแปลงโครงสร้างของอวัยวะสืบพันธุ์ ตลอดจนปัจจัยแวดล้อมที่สามารถชักนำให้เกิดการเปลี่ยนเพศของปลากลุ่มนี้ได้ ทำให้ผู้อ่านมีความรู้ความเข้าใจเบื้องต้นถึงลักษณะระบบสืบพันธุ์ของปลากลุ่มนี้ได้ดียิ่งขึ้น และสามารถนำไปเป็นข้อมูลในการจัดการปลากลุ่มนี้ทางด้านการประมง เช่น เพื่อหาแนวทางการแก้ไขปัญหาการขาดแคลนพ่อพันธุ์ปลาที่มีน้ำเชื้อสมบูรณ์ (เนื่องจากต้องใช้ระยะเวลานานกว่าจะเปลี่ยนเพศเป็นพ่อพันธุ์ที่สมบูรณ์) สำหรับนำมาผสมพันธุ์กับปลาเพศเมีย โดยเฉพาะอย่างยิ่งปลาที่มีคุณค่าทางเศรษฐกิจ เช่น กลุ่มปลากะรัง หรือปลาไหลนา เป็นต้น เพื่อให้เกิดประโยชน์สูงสุดต่อไป

เอกสารอ้างอิง

Allsop, D. J. 2003. **The Evolutionary ecology of sex change**. [Online] Available http://www.zoo.ox.ac.uk/group/west/pdf/Allsop_Thesis.pdf (15 December 2019).

Allsop, D. J. & West, S. A. 2003. Constant relative age and size at sex change for sequentially hermaphroditic fish. **Journal of Evolutionary Biology**, 16, 921–929.

_____. 2004. Sex-ratio evolution in sex changing animals. **Evolution**, 58(5), 1019-1027.

Chan, S. T. H. & Yeung, W. S. B. 1983. Sex control and sex reversal in fish under natural condition. pp. 177-222. In Hoar, W. S. Randall, D. J. & Donaldason, E. M. (Eds.). **Fish physiology: Volume ix Reproduction, part b Behavior and fertility control.** San Diego: Academic Press.

Devlin, R. H. & Nagahama, Y. 2002. Sex determination and sex differentiation in fish: an overview of genetic, physiological, and environmental influences. **Aquaculture**, 208, 191-364.

Heppell, S. S., Heppell, S. A., Coleman, F. C. & Koenig, C. C. 2006. Models to compare management options for a protogynous fish. **Ecological Applications**, 16(1), 238-249.

Kokokiris, L., Fostier, A., Athanassopoulou, F., Petridis, D. & Kentouri, M. 2006. Gonadal changes and blood sex steroids levels during natural sex inversion in the protogynous Mediterranean red porgy, *Pagrus pagrus* (Teleostei: Sparidae). **General and Comparative Endocrinology**, 149, 42-48.

Larson, E. T. 2011. Neuroendocrine regulation in sex-changing fishes. pp.149-168 In Norris, D. O. & Lopez, K. H. (Eds.). **Hormones and reproduction of vertebrates – volume 1- fishes**. San Diego: Academic Press.

Lejeune, P. 1987. The effect of local stock density on social behavior and sex change in the Mediterranean labrid *Coris julis*. **Environmental biology of fishes**, 18, 135-141.

Pandian, T. J. 2011a. **Sex determination in fish**. Enfield, USA: Science Publishers.

_____. 2011b. **Sexuality in fish**. Enfield, USA: Science Publishers.

Perry, A. N. & Grober, M. S. 2003. A model for social control of sex change: interactions of behavior, neuropeptides, glucocorticoids, and sex steroids. **Hormones and Behavior**, 43, 31-38.

Spadella, M. A., Almeida, R. B. C., Grasiotto, I. Q., & Cesario, M. D. 2005. Follicular diameter range based on morphological features in *Synbranchus marmoratus* (Bloch, 1795) (Teleostei, Synbranchiformes, Synbranchidae) from the South-central region of Brazil. **Tissue and Cell**, 37, 91-100.

Teixeira, S, F., Ferreira, B. P. & Padovan, I. P. 2004. Aspects of fishing and reproduction of the black grouper *Mycteroperca bonaci* (Poey, 1860) (Serranidae: Epinephelinae) in the Northeastern Brazil. **Neotropical Ichthyology**, 2(1), 19-30.