

淡水螃蟹的成長與繁殖——以臺灣南海溪蟹為例

Habitation, Reproduction and Juvenile Development of Freshwater Crab :

Taiwan Endemic Freshwater Crab *Nanhaipotamon formosanum*

賴弘智 張正昇 國立嘉義大學水生生物科學系 施志昀 國立澎湖科技大學水產養殖系

Lai, Hong-Thih Chang, Cheng-Sheng Department of Aquatic Biosciences, National Chiayi University

Shy, Jhy-Yun Department of Aquaculture, National Penghu University



圖2 毛蟹的大眼幼體

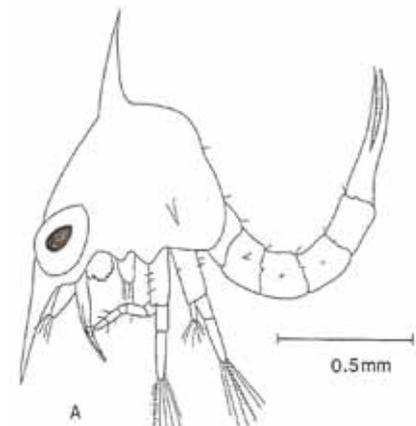


圖1 毛蟹的蚤狀幼體

前言

提到淡水螃蟹，相信多數人第一個想到的應該是大名鼎鼎的大閩蟹（中華絨螯蟹 *Eriocheir sinensis*）或者是早年河川、農田常見的毛蟹（日本絨螯蟹 *E. japonica*）。然而，這兩種經濟價值甚高，在秋天達到最肥美的螃蟹，並不是真正的淡水螃蟹，因為牠們雖然平時生活在淡水中，但在秋天達到性成熟後，就要降海交配、產卵、抱卵，繁殖完成後成蟹陸續死亡，而孵化出來的蟹苗，以蚤狀幼體（zoea，圖1）的形態，於海洋中浮游生活一個月左右，直到變態為游泳能力較強、半底棲性的大眼幼體（megalopa，圖2）後，才溯回河川中成長（Lai et al, 1986）。因此，這類的螃蟹還不是完全的淡水蟹。

那真正的淡水螃蟹（true freshwater crabs）又是什麼呢？牠們應是一群生活史全部都在淡水域完成，且在任

何季節均無須洄游到海洋環境的蟹類（Ng, 1988；施，1994；施和游，1999）。目前這些螃蟹在臺灣已正式命名的已有42種（Shih et al, 2008；施和李，2009；Shih et al, 2010），而且新的種類還在陸續發現中。

或許讀者已經開始想起，曾在溪邊玩水抓蝦的時候，看過在石縫間慌張逃竄的紅色螃蟹；也許曾在雨後的山間小路，不期而遇悠哉漫步林間的白色螃蟹；又或許曾經在夜間或大雨後的墾丁公園，看過四處橫行的黃色螃蟹，上述這些螃蟹都是屬於真正的淡水蟹，也全部都是臺灣的特有種。這些終生生活在淡水域的螃蟹，在成熟繁殖時，雖然和海水螃蟹一樣會抱卵，但卵粒比較大，而且卵孵化出的，並不是浮游性，也沒有蚤狀幼體和大眼幼體的階段，而是和成蟹形狀相當類似的稚蟹。此時，初孵化的稚蟹會依附在母蟹的腹部一段時間讓母蟹保護，之後才脫離母蟹獨立生活。以下就以臺灣南海溪蟹 *Nanhaipotamon formosanum* 為例來介紹臺灣的淡水蟹。

臺灣的淡水蟹包含清溪蟹屬 Genus *Candidiopotamon*、澤蟹屬 Genus *Geothelphusa*、南海溪蟹屬 Genus *Nanhaipotamon* 和東腰蟹屬 Genus *Somanniathelphusa*（Tan & Liu,

1998；Shy et al., 2000；Chen et al., 2005；Shy, 2005；Shih et al, 2008；施和李，2009；Shih et al, 2010）。其中的南海溪蟹屬，目前全世界已知有13種，其中11種分布於東南大陸沿海各省，而另2種分別分布於東引島及臺灣島（Dai, 1997, 1999；施、游，1999；Ng et al., 2001；程等，2003；Shih et al., 2005）。其中產於臺灣的種類為臺灣南海溪蟹（*N. formosanum*），本種螃蟹為臺灣特有種，在臺灣屬於中型淡水蟹，一般頭胸甲寬約為25mm，大型的雄性甲寬則可達35mm以上。本種蟹頭胸甲光滑，前額緣平直，眶後脊明顯，具一前側齒，其體色大致為綠橙色至橙色，雌性個體則較雄蟹稍紅或呈磚紅色。過去在彰化縣、南投縣、雲林縣、嘉義縣及臺南縣海拔約300m以下之山溝及田埂的泥質濕地中常可發現，但如今因人為過度開發，臺灣南海溪蟹棲地急速減少，目前僅剩臺南、嘉義、雲林、南投縣山區仍有零星的族群分布（施、游，1999）。

目前臺灣有關淡水蟹之生殖、生態及幼苗之研究多偏重於性別比、成熟體型、繁殖季節等項目，曾進行過相關研究之種類則有厚圓澤蟹 *Geothelphusa ancylophallus*、日月潭澤蟹 *G. candidiensis*、黃綠澤蟹 *G. olea*、屏東澤蟹 *G. pingtung*、大里澤蟹 *G. tali*、蔡氏

澤蟹 *G. tsayae* 及拉氏清溪蟹 *Candidiopotamon rathbunae* (Liang, 1997; Chen et.al. 1999; Liu & Li 2000; 李, 2004; Chen 2007) 等7種, 這些報告包含臺灣4屬淡水蟹中的澤蟹屬和清溪蟹屬。

本文的主角臺灣南海溪蟹是在臺灣本島唯一的1種, 其和束腰蟹屬的臺灣束腰蟹 (*S. taiwanensis*) 均分布於農工業發達的臺灣西南部一帶, 也同樣面臨著相當大的生存危機。幾曾何時, 臺灣束腰蟹已近乎消逝無蹤, 而臺灣南海溪蟹雖仍有一些族群分布, 但也岌岌可危。因此對臺灣南海溪蟹進一步的研究更是刻不容緩的工作。然而, 國內有關淡水蟹類之繁殖及稚蟹研究多屬於洄游性蟹類的研究 (Lai et. al. 1986; Shy & Yu 1992), 對於淡水蟹稚蟹的成長繁殖並未有詳細之敘述, 因此本文以棲息於嘉義大學的臺灣南海溪蟹為對象, 研究其繁殖與稚蟹成長過程, 除可建立臺灣淡水蟹的生物學基礎研究資料外, 對臺灣南海溪蟹之保育或復育也應有一定程度之助益。

材料與方法

一、成蟹交配與抱卵

使用3個80L (60×30×45m³)的水族箱, 將之佈置成與野外棲地相似的環境, 於繁殖季時在野外找尋體型相近的雌雄成熟個體, 捕捉記錄體型後, 將其回實驗室蓄養。每個水族箱各放入一對觀察, 並記錄其交配繁殖的過程。採獲抱卵的雌蟹時, 直接記錄其體型大小、抱卵數、卵重以及卵的發育情形。

二、稚蟹孵化與成長

稚蟹孵出後, 將之小心驅離母蟹腹甲, 以計算數量, 並測量其頭胸甲

寬、頭胸甲長與體重, 隨後再將稚蟹小心移回母蟹身旁, 讓母蟹持續保護初孵出的稚蟹。

經過幾天, 稚蟹已自行脫離母蟹, 則將稚蟹另以水缸分開飼養觀察。每日記錄其脫殼與成長情況, 若發現有脫殼的稚蟹, 則等待其具移動能力後, 小心移出並測量與紀錄其頭胸甲長寬與體重。其頭胸甲寬測量是以游標尺量取甲幅最寬處的直線距離, 頭胸甲長則量取頭胸甲之中線, 由前緣至頭胸甲後緣中央的直線距離。體重以電子天平測量。

上述頭胸甲長與甲寬之測量均以mm為單位, 重量則以mg為單位, 脫殼期間則以天數(days)為單位。

結果

本實驗發現臺灣南海溪蟹生存的環境, 大多是在陰暗隱密的水邊潮濕土壤中掘穴居住, 穴口處多數都有大型植物或雜草遮掩, 目前尚未研究臺灣南海溪蟹對水質條件的需求, 但幾乎所有的採樣點均接近山區, 水質相當清澈。嘉義大學內目前已觀測到的臺灣南海溪蟹族群有3個點, 每一個點約有15隻的族群量。

一、成蟹交配與抱卵

在野外觀查時, 於4月份曾經觀測到兩次臺灣南海溪蟹交配的活動。而此期間在野外所採集到的成熟個體, 在移回實驗室水族箱中後亦發現有交配的行為。經觀察得知, 當雄蟹發現雌蟹後, 即高撐起步足, 企圖抱住母蟹。初期雌蟹會有抗拒或逃避的行為, 雄蟹則會緊逼雌蟹於水族箱的角落, 接著雄蟹以螯足外側對著雌蟹前端, 而雌蟹傾斜身體, 兩螯下垂接受雄蟹。隨後, 雄蟹身體垂直豎起, 用螯足夾住雌蟹,

再用兩對步足抱住雌蟹, 並用腹部摩擦雌蟹身體的腹部前端, 開始交配動作。通常約1-2小時後完成交配, 然而實驗期間亦曾觀察到交配時間長達兩天之記錄。實驗內蓄養的個體從交配到產卵的時間自幾天到幾個月不等, 產下的卵數約55-60顆, 平均卵徑約為4.0mm, 平均卵重為30mg (圖3)。此外, 另自野外採集得一隻甫抱卵的雌蟹, 甲寬33.5mm, 重量21.2g, 卵數約55粒。平均卵徑亦約為4.0mm, 平均卵重為28mg。母蟹抱卵期間會不時擺動腹部並轉動卵粒, 有時還會進入水中浸泡腹部, 使卵粒獲得充分的氧氣和水分。經計算, 平均孵化率約29%。

二、稚蟹孵化與成長

初孵出的第一期稚蟹, 顏色呈淡土黃色, 且稍透明 (圖4), 此時的稚蟹即具有和成蟹類似的外觀。稚蟹停留在母蟹腹部1-2日後便會離開母蟹自行棲息、躲藏與覓食。

臺灣南海溪蟹之稚蟹隨著其成長, 其脫殼間期 (intermolt) 也隨之增加。而其頭胸甲長、甲寬及體重也隨



圖3 抱卵的臺灣南海溪蟹雌蟹



圖4 留在臺灣南海溪蟹雌蟹腹甲的稚蟹

表1 臺灣南海溪蟹(*Nanhaipotamon formosanum*)

稚蟹各期成長結果,包括脫殼間隔、頭胸甲長、甲寬與重量等。

脫殼期數	脫殼間隔(days)	平均頭胸甲寬(mm)	平均頭胸甲長(mm)	平均重量(mg)
第一期	孵化當天	5.2 ± 0.1	5.1 ± 0.1	71 ± 4
第二期	24	5.7 ± 0.2	5.2 ± 0.2	87 ± 4
第三期	20	7.1 ± 0.1	6.6 ± 0.2	162 ± 10
第四期	25	8.7 ± 0.2	7.8 ± 0.2	301 ± 30
第五期	32	10.7 ± 0.2	9.0 ± 0.2	552 ± 40
第六期	50	12.6 ± 0.4	11.1 ± 0.3	1009 ± 100
第七期	74	14.8 ± 0.1	12.7 ± 0.3	1565 ± 69
第八期	77	17.2 ± 0.1	14.6 ± 0.2	2454 ± 124

之增加,整體而言,第一至第二期之成長較不明顯,隨後數期的成長相當顯著,一直到第七、八期成長才又漸趨緩和(表1)。從稚蟹頭胸甲的觀測發現,其最初的頭胸甲長與甲寬幾乎相等,但隨著稚蟹的成長,頭胸甲寬會逐漸大於頭胸甲長,但隨著稚蟹的成長,其增加的比例也趨向緩和(圖5、6),體重也有類似的現象(圖7)。每脫殼一次,稚蟹頭胸甲長可增加的比例為未脫殼時長度的1/4-1/6倍,較幼小的個體甚至可增加達1/2倍,但後期的蟹頭胸甲長增加比例則逐漸減少(表1)。

三、稚蟹附屬肢的再生觀察

附屬肢的再生復原方面,蟹類在稚蟹時的再生狀況比成蟹好。通常受傷(螯足或步足斷掉)後的稚蟹,經由脫殼,已斷去的足會再成長出來,但是,並非經一次脫殼就會把已失去的步足完全的長出,需經過多次的脫殼才能將步足完全長成,且新生的步足顏色也較未斷過的步足顏色為

淺,幾天後就會與其他步足較為相近。隨著蟹體的成長,斷肢復原的時間亦會跟著拉長。此外也觀察到,稚蟹有殘肢時,雖然其下一次脫殼後全部斷肢皆長出,但體重成長也會明顯減低,且其頭胸甲寬與頭胸甲長亦會比同期稚蟹小。

討論

在嘉義大學裡所調查到的臺灣南海溪蟹族群3個樣點,觀察到其棲地型態較一般溪流型的蟹類生長的环境為乾燥,但仍需要有濕潤的土壤環境以提供其做為適合的穴居居所。雖然臺灣南海溪蟹不需要長時間浸泡在水中,並可在離水狀態做短距離移動或覓食,但其洞穴底部仍必須留存有一定的水量。

在野外抱卵的臺灣南海溪蟹約在4月時可採集到,而實驗室觀察的交配現象也在3月開始就開始發生。因此推測,臺灣南海溪蟹的繁殖季為每年的春季到夏季。

在野外所採集到的抱卵雌蟹,其卵的直徑約為4mm,相較於海洋性蟹類的卵徑而言,臺灣南海溪蟹卵的顆粒較大,但與同為陸封性的拉氏清溪蟹之卵徑大小相近;臺灣南海溪蟹的受精卵是在雌蟹的腹節腹面孵育,稚蟹孵出後,尚會停留在母體腹部1-2天才離開母體至野外生活,此習性與臺灣其他陸封性的蟹類大致相同。一般海洋性的蟹類雖然也是將卵抱於腹節,但在卵成熟後就將卵釋放至海洋中孵化,其孵出的蚤狀幼體會海洋行一段浮游生活後,才會變態發育為底棲性的大眼幼體與稚蟹。

臺灣南海溪蟹的蟹卵在接近孵化時,由外觀上即可觀察到稚蟹的頭胸甲、附肢及眼睛,且初孵出的稚蟹即具有和成蟹類似的外觀。稚蟹孵出後的前1-2日,多依附於雌蟹的腹甲內爬行,以接受母蟹保護。剛孵出之稚蟹已經有發達且強壯的肢體爬行迅速,可能是由於本種蟹屬穴居的半陸生蟹類,需要能適應較乾燥的環境之故,其抵抗環境的能力顯然較海洋性蟹類的幼生高。從動物演化的生殖策略來看,這是必然的結果。因為淡水域,甚至陸域環境,並無法如海洋般提供充足微細的浮游性餌料,其幼苗孵出後必須有較強的覓食能力,因此擁有較大卵徑、含有較多能量的個體會逐漸成為優勢。從另一個角

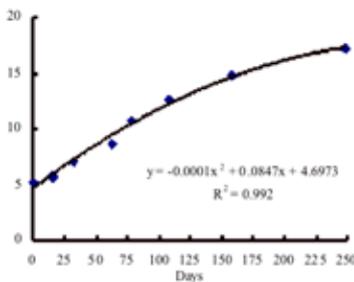


圖5 臺灣南海溪蟹稚蟹頭胸甲寬

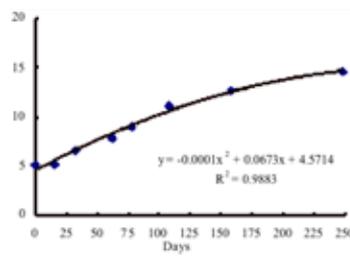


圖6 臺灣南海溪蟹稚蟹頭胸甲長

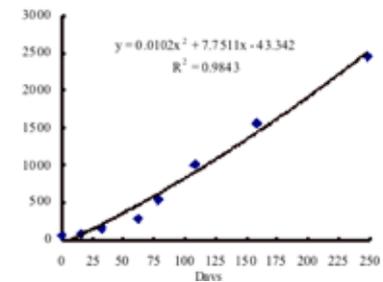


圖7 臺灣南海溪蟹稚蟹體重

度來看，海洋性物種幼苗個體小、數量多、浮游期長，因此可以分布的較廣，而陸域的物種則相對地因為幼生數量少且無浮游期，因此分布較窄，也比較容易因為地理上造成的生殖隔離，而演化出新的種類。

觀察臺灣南海溪蟹的稚蟹脫殼時間差距發現，在前幾期的脫殼間距較短，隨著成長，其脫殼的時間相距越來越久，依據所測量的甲長、甲寬以及重量，雖然每次脫殼後的甲長、甲寬以及重量值比脫殼前的值還要大，但隨著成長，其脫殼後所增加的值相對於脫殼前的值的比例也會越來越少；根據上列觀察的現象可

得知，其稚蟹在早期的成長相當的迅速，越趨近成熟的個體，其成長的速度也相對的較慢。

本實驗得到了稚蟹的頭胸甲長、頭胸甲寬與平均重量的數據。而根據Ng (1988)研究河蟹，得到平均體重與體長的關係如下：

$$\text{平均體重 (mg)} = 0.6 \times \text{頭胸甲長度}^3 \text{ (mm)}$$

將本實驗數據套用此公式後發現，稚蟹的前幾期大致上符合，但後幾期符合度逐漸降低，此結果是因個體被人工飼養，經過長時間的飼養所出現差異，或為本種蟹的特性，尚不得而知，未來如有機會再以野外個體進行比較之。

建議

臺灣南海溪蟹為臺灣特有之物種，僅分布於人口較為密集的臺灣西南部臨山地區，其棲地與分布數量皆逐漸減少，建議應積極瞭解其分布情形，並劃定保護區與擬定復育策略。此外，由於本種蟹屬穴居型蟹類，過去發現之棲地亦包含稻田、檳榔園、水草農場…等，這些區域或有灌溉溝渠或山澗，對於這些區域應盡可能避免水泥工法，以維護其棲地。此外，其分布範圍內各級學校之景觀濕地或池塘，亦可評估放養適度之個體，除可增加棲地外，亦可兼具鄉土教學之效，使學生由認識進而保護之。¹

¹ 本實驗進行過程中，感謝胡文聰同學參與採集與實驗紀錄，特此誌謝。

參考文獻

- 王嘉祥、何平合等，(1999)溪流生態，國立臺灣博物館。
- 李榮祥(2001)臺灣賞蟹情報。大樹文化事業股份有限公司，臺北市。
- 李榮祥(2004)龍潭、涼山與南仁山地區的淡水蟹生殖生態學。靜宜大學生態學研究所碩士論文。
- 施志均(1994)臺灣淡水蝦、蟹之分類、分布及幼苗變態研究。國立臺灣海洋大學博士論文。
- 施志均、李伯雯(2009)臺灣淡水蟹圖鑑。晨星出版社。221頁。
- 施志均、游祥平(1999)臺灣的淡水蟹。國立海洋生物博物館。118頁。
- 施志均(1994)臺灣淡水蝦、蟹類之分類、分布及幼苗變態研究。國立臺灣海洋大學漁業科學研究所博士論文。
- 施志均、游祥平(1999)臺灣的淡水蟹。國立海洋生物博物館。
- 梁昭楠(1997)哈盆溪大里澤蟹(*Geothelphusa tali*)及日月潭澤蟹(*G. candiensi*)基礎生物學研究。國立臺灣大學動物學研究所。
- 堵南山(1993)甲殼動物學。科學出版社，北京。
- 陳溫柔(2007)臺灣地區澤蟹屬蟹類親緣關係暨西南部惡地區域厚圓澤蟹之適應策略研究。國立中山大學生物科學系研究所博士論文。
- 陳溫柔、林金福、鄭金華(1999)南臺灣 *Geothelphusa tsayae*(蔡氏澤蟹)生活史探討。科學教育 219: 10-20。
- 程由注、楊文川、鐘耀豪、李立(2003)南海溪蟹屬一新種記述(十足目：溪蟹科)。廈門大學學報(自然科學版) 42: 676-678。
- 牧茂市郎、土屋寬(1923)臺灣產十腳類圖說。臺灣總督府中央研究所農業部第三號報告。
- Chen W. J., J. H. Cheng and J. Y. Shy 2005. On two new species of freshwater crabs (Crustacea: Decapoda: Brachyura: Potamidae) from southern Taiwan. Raffles Bull. Zool. 53(1): 103-110.
- Dai A. Y. 1997. A revision of freshwater crabs of the Genus *Nanhaipotamon* Bott, 1968 from China (Crustacea: Decapoda: Brachyura: Potamidae). Raffles Bull. Zool. 45(2): 209-235.
- Dai A. Y. 1999. Fauna Sinica. Arthropoda: Crustacea: Malacostraca: Decapoda: Parathelphusidae: Potamidae. Beijing: Science Press. 501 pp.
- Dudgeon, D. and R. Corlett 1994. Hills and streams: an ecology of Hong Kong. Hong Kong: Hong Kong University Press. xiii + 234 pp.
- Lai, H. G., J. Y. Shy and H. P. Yu 1986. Morphological observation on the development of larval *Eriocheir japonica* (Crustacea, Decapoda, Grapsidae) reared in the laboratory. J. Fish. Soc. Sci. Taiwan, 13(2): 12-21.
- Liu, H. C. and C. W. Li 2000. Reproduction in the freshwater crab *Candidiopotamon rathbunae* (Brachyura: Potamidae) in Taiwan. J. Crust. Biol., 20: 89-99.
- Ng, P. K. L. 1988. The freshwater crabs of Peninsular Malaysia and Singapore. The Department of Zoology, National university of Singapore. Shinglee press. Singapore. 156 pp.
- Ng, P. K. L., C. H. Wang, H. P. Ho, and H. T. Shih 2001. An annotated checklist of brachyuran crabs from Taiwan (Crustacea: Decapoda) National Taiwan Museum Special Publication Series 11: 1-86.
- Shih H. T., G. X. Chen & L. M. Wang 2005. A new species of freshwater crab (Decapoda: Brachyura: Potamidae) from Dongyin Island, Matsu, Taiwan, defined by morphological and molecular characters, with notes on its biogeography. Journal of Natural History, 39 (31): 2901-2911.
- Shih, H. T., J. Y. Shy and J. H. Lee, 2010. A new freshwater crab of the genus *Geothelphusa* (Brachyura, Potamidae) from southwestern Taiwan but belonging to the eastern clade. Crustaceana Monographs. 14: 661-675.
- Shih, H. T., T. Naruse and D. C. J. Yeo, 2008. A new species of *Geothelphusa* Stimpson, 1857, from Taiwan (Crustacea: Brachyura: Potamidae) based on morphological and molecular evidence, with notes on species from western Taiwan. Zootaxa 1877: 37-48.
- Shy J. Y. 2005. A new species of the freshwater crab of the Genus *Geothelphusa* Stimpson, 1858 (Crustacea, Decapoda, Brachyura, Potamidae) from Taiwan. Raffles Bull. Zool. 53(1): 99-102.
- Shy, J. Y. and H. P. Yu 1992. Complete larval development of the mitten crab *Eriocheir rectus* Stimpson, 1858 (Brachyura, Grapsidea) reared in the laboratory. Crustaceana, 63(3): 277-290.
- Shy, J. Y., W. J. Chen and J. H. Cheng 2000. Redescription of the freshwater crab, *Geothelphusa neipu* Chen, Cheng and Shy, 1998 (Crustacea: Decapoda: Brachyura: Potamidae) from Southern Taiwan. Raffles Bull. Zool. 48(1): 147-151.
- Tan S. H. and H. C. Liu 1998. Two new species of *Geothelphusa* (Decapoda: Brachyura: Potamidae) from Taiwan. Zoological Studies 37 (4): 286-290.