

沿岸蟹類的幼體釋放時機

施習德

國立中山大學海洋生物研究所

【摘要】 沿岸底棲性的蟹類具有明顯的周期性生殖同步現象，特別是幼體釋放的時機。在大潮的夜晚高潮時，大多數種類的抱卵雌蟹會同步的在水邊釋放幼體，釋放的時機與環境的周期有密切的關連，因此可由海洋動物具有的內生節律來探討其機制，內生節律包括：潮汐節律、太陰日節律、日節律、半月節律（雙週節律）、月節律、年節律。比較不同蟹類的幼體釋放時機以及幼體的形態特徵和體色，可以支持蟹類的幼體釋放時機是爲了避免魚類捕食幼體此一假說；其他曾經提出過的假說包括避免幼體遭受無脊椎動物的捕食、降低生理的壓力、避免幼體遭受紫外線的傷害、避免幼體在潮間帶擱淺、促進幼體的著苗、節省雌蟹釋放幼體時的能量、以及促進幼體的散布。

【關鍵字】 生殖同步、節律、引導因子、高平潮

一、前言

大多數陸生動物的活動周期都是 24 小時的，也就是概日節律 (circadian rhythm)，而光線無疑是其引導因子 (entrainment agent) (Webb, 1983; Palmer, 1996)。海洋生物的活動周期除了受到日夜周期的影響之外，潮汐周期 (tidal cycle) 也具有很大的影響。然而，由於潮汐的不穩定，海洋生物的潮汐時鐘 (tidal clock) 並不如陸生動物的太陽日時鐘 (solar-day clock) 來的精確 (Palmer, 1996)。海洋無脊椎動物具有明顯的生殖同步 (reproductive synchrony) 現象，例如海綿、珊瑚、多毛類、甲殼十足類、海生昆蟲、貝類、棘皮動物、海鞘的同步釋放配子、受精卵或幼體的現象 (reviewed by Morgan, 1995)。

螃蟹 (crabs) 屬於節肢動物門 (phylum Arthropoda)、甲殼綱 (class Crustacea)、十足目 (order Decapoda)、短尾下目 (infraorder Brachyura)。大多數的蟹類屬於海洋性的種類，交配後雌蟹會抱卵，等到受精卵發育成熟後，雌蟹再將幼體 (larvae) 釋放到海水中，幼體在海洋裡度過一段浮游時期，成長至大眼幼蟲 (megalopae) 時，再著苗 (recruit) 於合適的棲地上。因此海洋性的蟹類包括了潮間帶的蟹類、淡水裡的迴游性毛蟹 (絨螯蟹)、以及生活在陸地上的陸蟹，而真正的淡水蟹類則是一生當中都不須下海釋放幼體的，這些螃蟹的卵在雌蟹身上直接發育成小螃蟹，不經過浮游時期。

潮間帶的螃蟹在潮水淹沒過棲地時，可就近將幼體釋放到海水當中，而棲息在潮間帶以上的蟹類則必須步行至海邊釋放幼體。學者們發現釋放幼體的時機大多是周期性同步的 (synchronous)，因此其適應的價值就十分值得探討。

1. 潮汐周期的現象

最常見的潮汐周期為半日潮 (semi-diurnal tide) 或稱日雙潮 (double day tide), 即每天會有兩次高潮和兩次低潮, 潮時每天延遲 50 分鐘左右; 但有些地區每天只有一次高潮和一次低潮, 稱之為全日潮 (diurnal tide) 或日單潮 (single day tide); 另外有些地區則是半日潮和全日潮各佔一半, 或是以半日潮、全日潮為主的混合潮 (mixed tide) (劉文俊, 1996)。具有不同潮汐周期的地區就成為探討螃蟹釋放幼體機制的最佳地點 (Morgan, 1995), 例如比較巴拿馬太平洋岸 (半日潮) 和加勒比海岸 (混合半日潮 mixed semidiurnal tide) 兩地的蟹類生殖時機 (Morgan & Christy, 1994), 以及比較美國大西洋岸 (半日潮) 和墨西哥灣東北岸 (混合半日潮) 兩地的蟹類生殖時機 (Morgan, 1996a, b)。半日潮地區的大潮大約都在新月或滿月之後的幾天; 然而, 其他潮區的大潮可能會接近上下弦月的日子, 這些地方的蟹類會在上下弦月的大潮時間釋放幼體 (Christy, 1978, 1986), 因此 Christy (1982) 認為幼體釋放與月亮盈虧無關, 而是與潮水漲幅的周期有關。

影響海洋生物的環境周期主要有 4 種, 即潮汐周期 (tidal cycle) (半日潮或全日潮)、日夜周期 (light-dark cycle) (或稱日周期 diel cycle)、潮汐漲幅周期 (tidal amplitude cycle) (與大潮一小潮周期 spring-neap cycle 同步的高低潮潮高周期, 也稱為半月周期)、月周期 (lunar cycle) (Morgan & Christy, 1995), 而海洋生物與這些環境周期同步的特性稱為節律 (rhythm), 由於節律可能會比環境周期稍長或稍短, 因此在描述這種假定的生物時鐘 (biological clock) 時, 常加上字首 *circa*, *circa* 也就是「大約、大概」的意思 (Palmer, 1996) (表 1)。

相對於日夜周期和月周期的幼體釋放時機可藉由太陽和月亮的光照大小得到線索 (Forward, 1987; Saigusa, 1980, 1988); 而流體力學的壓力、溫度、鹽度、震動、淹沒時間的改變也能使得海洋動物的生殖與潮汐周期同步 (Morgan, 1995)。這些外生的 (exogenous) 因子可能會直接刺激幼體的釋放, 但大多數種類的幼體釋放則是以內在的 (endogenous) 方式來追蹤這些周期, 例如當月亮被雲層遮住或潮水被風阻礙時, 內生的節律可使得幼體仍能在適當的時機釋放。節律是天生、可遺傳的, 且不易被大多數環境因子刺激干擾, 但是必須要有引導 (entrain) 生物節律的環境因子使之與環境周期同步, 這種環境因子或環境線索 (cue) 稱為引導因子 (entraining agent) 或同步因子 (synchronizer 或 Zeitgeber) (DeCoursey, 1983)。如果移除了環境周期, 生物節律會持續一段時間, 最後會衰減, 此時只要再給予環境線索就能夠恢復節律; 同時這些節律也會偏移以配合各地不同的環境周期 (Morgan, 1995)。

海洋動物具有的內生節律 (endogenous rhythms) 分述如下 (表 1):

潮汐節律 (tidal rhythm): 在半日潮地區, 兩個高潮或兩個低潮的間隔時間, 通常為 12.4 小時。

太陰日節律 (lunadian rhythm): 有人認為在半日潮地區, 兩個高潮 (或兩個低潮) 其實是不相同而且是各自獨立的, 並認為海洋生物的生物時鐘是由兩個相隔 12.4 小時的太陰日周期所控制的, 即 24.8 小時一個周期 (Palmer, 1996)。

日節律 (daily rhythm 或 diurnal rhythm): 即由日出日落控制的日夜周期, 也稱為日周期。

半月節律 (雙週節律) (semilunar rhythm 或 biweekly rhythm): 即潮汐漲幅周期, 漲幅最大稱為大潮 (spring tide), 漲幅最小稱為小潮 (neap tide), 周期約為 14.8 天。

月節律 (monthly rhythm): 潮汐漲幅周期雖然為 14.8 天, 但每月兩次的漲幅仍然有小差異, 其中一次漲幅較大, 因此在高潮間帶地區, 每月只有一次最大漲幅的高潮時期才會被海水淹沒; 另外, 有些動物是依賴月亮盈虧活動的, 也屬於月周期。

年節律 (annual rhythm): 則是指每年有一次活動的周期現象 (DeCoursey, 1983; Morgan, 1995)。

潮汐節律、日節律、半月節律三種節律共同決定蟹類幼體釋放時機, 但是三者的影響力並不相同, 必須視地點和種類而定 (Morgan, 1995)。

表 1. 海洋動物的不同內生節律 (endogenous rhythms) (DeCoursey, 1983; Morgan, 1995)

節律 (Rhythm)	生物時鐘 (Biological clock)	環境周期 (Environmental cycle)
潮汐節律 (Tidal rhythm)	概潮汐的 (Circatidal)	12.4 小時
太陰日節律 (Lunadian rhythm)	概太陰日的 (Circalunadian)	24.8 小時
日節律 (Daily rhythm)	概日的 (Circadian)	24 小時
半月節律 (Biweekly rhythm)	概半月的 (Circasemilunar)	14.8 天
月節律 (Monthly rhythm)	概月的 (Circalunar)	29.5 天
年節律 (Annual rhythm)	概年的 (Circannual)	365 天

螃蟹的幼體釋放有每日和潮汐的節律性 (DeCoursey, 1983; Forward, 1987), 然而, Palmer (1990, 1996) 認為以兩個獨立的太陰日節律會比用一個 12.4 小時的潮汐節律更能合理地解釋潮汐的周期; 而 Saigusa (1980) 也認為 24.8 小時的月光周期 (moonlight cycle) 比 12.4 小時的潮汐周期較能合理地解釋蟹類幼體的釋放時機。因此目前對潮汐的周期性現象的解釋仍有爭議 (Morgan, 1995)。另外, 螃蟹幼體釋放的月節律和半月節律也十分普遍 (表 2)。

2. 蟹類幼體的釋放過程

螃蟹的交配方式為體內受精 (internal fertilization), 精子儲藏在雌蟹的受精囊 (spermathecae 或 seminal receptacles) 中, 交配之後不久, 雌蟹產卵 (egg-laying 或 oviposition) 於腹部, 卵經過受精囊時與精子受精, 受精卵黏附於雌蟹腹甲內的腹肢上, 此時稱為抱卵 (brooding), 等到受精卵孵化 (egg hatching) 成為幼體時再釋放到大海中, 這種行為稱為幼體釋放 (larval release), 或稱為 spawning (Wolcott & Woltott, 1982; Salmon & Hyatt, 1983; Hill, 1994); 然而, 甲殼類的產卵行為也有人稱為 spawning (Caldwell, 1991; Morgan, 1995; Morgan & Christy, 1995)。根據 Giese & Kanatani (1987) 的說法, 行體外受精 (external

fertilization) 的種類，會將精子 (或卵子) 排放到海水當中受精，這種排放的過程稱為 free spawning，例如腔腸動物、多毛類、星蟲、棘皮動物等；交配之後再傳送精子的體內受精種類，其排放受精卵或是幼體 (經過抱卵時期) 的過程也稱為 spawning，例如渦蟲類、多毛類、頭足類、甲殼類等。根據 Webster 字典的定義「spawn」具有「spread out, expand」的意思 (A Merriam-Webster, 1986)，而大多數甲殼類所產出的配子並沒有釋放到海水中行體外受精，因此甲殼類的產卵過程並不宜稱為 spawning。但為了避免與 free spawning 混淆，因此甲殼類的卵成熟釋放應稱為幼體釋放或卵孵化較為恰當。

表 2. 四十六種棲息在不同海岸區域 (zonation) 短尾蟹類 (含一種異尾蟹類 *Petrolisthes armatus*) 的幼體釋放時機 (修改自 Morgan, 1995)

種類	科	潮汐漲幅	潮汐狀況	日夜狀況
潮上帶—高潮間帶				
<i>Gecarcoidea natalis</i>	地蟹科	每年	高平潮*	夜晚 (前半夜)
<i>Gecarcinus lateralis</i>	地蟹科	每月/半月	高平潮	夜晚 (前半夜)
<i>Cardisoma guanhumi</i>	地蟹科	每月/半月	—	—
<i>Aratus pisoni</i>	方蟹科	半月	—	—
<i>Sesarma intermedia</i>	方蟹科	半月	高平潮	夜晚 (前半夜)
<i>Sesarma haematocheir</i>	方蟹科	半月	高平潮	夜晚 (前半夜)
<i>Sesarma dehaani</i>	方蟹科	半月	高平潮	夜晚 (前半夜)
<i>Sesarma cinereum</i>	方蟹科	半月	高平潮	夜晚 (前半夜)
<i>Uca rapax</i>	沙蟹科	半月	退潮	夜晚 (後半夜)
高潮間帶				
<i>Sesarma rhizophorae</i>	方蟹科	每月	高平潮	夜晚 (後半夜)
<i>Chiromantes onychophorum</i>	方蟹科	每月	高平潮	夜晚
<i>Uca rosea</i>	沙蟹科	每月	高平潮	夜晚
<i>Uca oerstedii</i>	沙蟹科	每月	高平潮	夜晚 (後半夜)
<i>Uca galapagensis</i>	沙蟹科	每月	高平潮	夜晚 (後半夜)
潮間帶				
<i>Uca minax</i>	沙蟹科	半月	高平潮	夜晚 (前半夜)
<i>Uca pugilator</i>	沙蟹科	半月	高平潮	夜晚 (前半或後半夜)
<i>Uca pugnax</i>	沙蟹科	半月	高平潮	夜晚 (前半夜)
<i>Uca tangeri</i>	沙蟹科	半月	高平潮	夜晚 (前半夜)
<i>Uca beebei</i>	沙蟹科	半月	高平潮	白天 (黎明)
<i>Uca dussumieri</i>	沙蟹科	半月	高平潮	夜晚
<i>Metaplex elegans</i>	方蟹科	半月	高平潮	夜晚
<i>Sesarma reticulatum</i>	方蟹科	半月	高平潮	夜晚 (前半夜)
<i>Pachygrapsus transversus</i>	方蟹科	半月	高平潮	白天和夜晚 (黃昏)
<i>Pachygrapsus marmoratus</i>	方蟹科	半月	—	—
<i>Eurypanopeus transversus</i>	方蟹科	半月?	漲潮	夜晚 (後半夜)
低潮間帶				
<i>Cataleptodius floridanus</i>	扇蟹科	半月	高平潮	夜晚 (黃昏)
<i>Cataleptodius taboganus</i>	扇蟹科	半月	高平潮	夜晚 (黃昏)
<i>Xanthodius sternberghii</i>	扇蟹科	半月	高平潮	夜晚 (黃昏)
<i>Eurypanopeus planus</i>	扇蟹科	不同步	高平潮	白天和夜晚 (黃昏)
<i>Eurypanopeus depressus</i>	扇蟹科	不同步	—	白天和夜晚
<i>Rhithropanopeus harrisi</i>	扇蟹科	不同步	高平潮	夜晚 (前半夜)
<i>Dyspanopeus sayi</i>	扇蟹科	不同步	高平潮	白天和夜晚
<i>Dyspanopeus texana</i>	扇蟹科	不同步	—	白天和夜晚
<i>Panopeus herbstii</i>	扇蟹科	半月	高平潮	夜晚 (前半夜)
<i>Panopeus simpsoni</i>	扇蟹科	半月	—	夜晚
<i>Panopeus obesus</i>	扇蟹科	半月	—	白天和夜晚

	<i>Xantho pilipes</i>	扇蟹科	不同步	—	—
	<i>Pinnixa chaetoptera</i>	豆蟹科	半月	高平潮	夜晚 (前半夜)
	<i>Pinnotheres ostreum</i>	豆蟹科	不同步	—	—
	<i>Petrolisthes armatus</i>	盜蟹科	半月	高平潮	夜晚 (黃昏)
亞潮帶					
	<i>Pinnotheres maculatus</i>	豆蟹科	不同步	—	—
	<i>Carcinus maenus</i>	梭子蟹科	半月	—	—
	<i>Callinectes arcuatus</i>	梭子蟹科	半月	—	—
	<i>Callinectes sapidus</i>	梭子蟹科	不同步	—	夜晚
	<i>Microphrys bicornutus</i>	蜘蛛蟹科	不同步	—	白天和夜晚
	<i>Leucosilia jurinei</i>	玉蟹科	不同步	—	白天和夜晚

*高平潮 (high slack tide) 指在最高潮時期會有一段潮水平緩的階段

當大多數螃蟹的受精卵即將孵化時，抱卵的雌蟹們通常會在夜晚集中於海邊，雌蟹釋放幼體時，會以步足站立抬高身體，且前後激烈的擺動腹部，將腹肢上的幼體釋放出去 (圖 2)，釋放的時間持續很短，大約只有幾秒鐘到幾分鐘，然後雌蟹再退回海濱 (Saigusa & Hidaka, 1978; Wolcott & Wolcott, 1982; Forward, 1982, 1987; Saigusa, 1992b)。幼體釋放的時機並非逢機的，而是跟環境的周期有密切的關連，例如月周期、潮汐漲幅周期、潮汐周期、日夜周期，因此幼體的釋放具有精確的節律 (DeCoursey, 1983; Forward, 1987; Morgan, 1995)。最常見的幼體釋放時機為大潮 (spring tide) 時期的夜晚高潮，而此時期也是幼體釋放的最安全時間 (Morgan & Christy, 1995)。圖 1 是一個半日周期地區研究招潮蟹 *Uca pugilator* 的幼體釋放同步現象 (DeCoursey, 1983)，由圖中可以明顯的看出野外幼體的密度、釋放幼體雌蟹出現的頻率、雌蟹抱卵的階段、實驗室隔離狀態下的幼體釋放等結果，均呈現出明顯的周期性，而此周期性又能夠與野外的月亮盈虧、潮汐漲幅周期相互配合，也就是新月或滿月的大潮時期，釋放幼體的時間都是在夜晚高潮開始之後的。

表 2 和表 3 為比較已發表的所有蟹類 (包括一種異尾蟹類) 的幼體釋放時機 (Morgan, 1995; Morgan & Christy, 1995)。日夜周期和潮汐漲幅周期的幼體釋放在高潮間帶最同步，而在低潮間帶則最不同步。高潮間帶的種類都在夜晚釋放幼體，但是有些海濱較低處的種類則在白天釋放。高潮間帶種類在每月的最大漲幅的高潮時釋放；中潮間帶種類在每月的兩次大潮均釋放；低潮間帶和亞潮帶種類每天都為潮水淹沒，但只有 11 種每天釋放幼體，其他 10 種則為半月周期釋放；絕大多數的螃蟹都在高平潮 (high slack tides) (指在最高潮時期會有一段潮水平緩的階段) 過後立刻釋放幼體 (Morgan, 1995)。

至於潮上帶 (supratidal) 的蟹類，釋放幼體的時機與潮汐漲幅周期並不如高潮間帶的種類那般同步，這是由於潮上帶的蟹類必須離開洞穴前往海邊釋放幼體，所以並不為最高潮水所限制，釋放幼體的最高峰通常是接近半月一次的最大潮時期，而非每月一次。同時也不限於當雌蟹被潮水淹沒的 2 個小時期間釋放，而是整夜均可釋放。棲息在潮上帶和高潮間帶的 *Gecarcinus lateralis* 和 *Cardisoma guanhumi* 的幼體釋放時機具有半月一次和每月一次的型式，這是因為棲息於潮上帶的族群是根據月亮盈虧來

達到同步生殖的 (Wolcott & Wolcott, 1982; Fowrard, 1987; Saigusa, 1988; Morgan, 1995); 而棲息在高潮間帶的族群則是根據潮汐漲幅來達到同步生殖, 並非根據月亮的盈虧 (Morgan, 1995)。

表 3. 四十六種棲息於不同海岸區域蟹類的幼體釋放時機, 表中數字表示累積的種類 (修改自 Morgan & Christy, 1995)

垂直分布	潮汐漲幅周期 / 月周期			不同步	潮汐周期		日夜周期	
	每年	每月	半月		高潮	低潮	夜晚	白天
潮上帶—高潮間帶	1	2*	6	0	7	0	7	0
高潮間帶	0	5	0	0	5	0	5	0
潮間帶	0	0	11	0	10	0	8	2
低潮間帶	0	0	8	7	9	0	8	5
亞潮帶	0	0	2	4	—	—	1	2

* 此兩種蟹類有每月和半月的不同族群。

二、蟹類幼體釋放時機的研究方法

要得知野外蟹類幼體的釋放時機, 可直接在野外觀察 (Saigusa, 1982); 如果幼體在夜晚釋放或是孵化的幼體過小不易觀察, 則可以把內含抱卵雌蟹的盒子置放在野外海水當中觀察得知 (Christy, 1986; Morgan & Christy, 1995)。較不精確的方法則是定期在野外的浮游生物樣品中, 採集蟹類幼體或是採集具有不同抱卵階段的雌蟹, 並輔以實驗室觀察各階段幼體發育的時間 (Wheeler, 1978), 就能夠估計野外的幼體釋放時間 (Christy & Stancyk, 1982; Forward, 1987; Morgan, 1995)。在實驗室的觀察也可以得知野外的幼體釋放時機, 例如在實驗室模擬野外的環境 (光線和溫度), 以觀察抱卵雌蟹的幼體釋放時機 (圖 1) (Wheeler, 1978; Saigusa, 1980; Bergin, 1981; De Vries *et al.*, 1983), 但幾天之後潮汐的周期性會衰減 (Saigusa, 1986, 1992a), 因此除了光線和溫度之外, 還要再加上模擬的野外潮汐周期和潮汐漲幅周期 (Saigusa, 1988)。

三、有關沿岸蟹類幼體釋放時機的假說

1. 避免幼體遭受魚類的捕食

Morgan 和 Christy 曾進行一系列的實驗, 以證明捕食是蟹類在夜晚高潮時釋放幼體的主要因素。抱卵雌蟹會在潮汐漲幅最大的夜晚高潮這段最安全的時期釋放幼體 (Morgan & Christy, 1995), 可能是為了避免抱卵雌蟹、胚胎、幼體三個生活史階段遭受魚類、蟹類、或其他海洋生物的捕食。同時, 為了減小捕食的壓力, 潮間帶的蟹類常在棲所被潮水淹沒時, 才開始就近釋放幼體, 所以棲息在不同的潮間帶區域 (zonation) 會影響幼體釋放的節律 (Morgan, 1995)。由表 3 的結果, 可以得到以下的結論。由於捕食浮游生物的魚類 (planktivorous fishes) 是依賴視覺來搜尋獵物的, 白天幼體被捕食的機率較高, 因此雌蟹選擇夜晚釋放幼體。在高平潮時釋放幼體, 使得退潮時的潮水可將幼體迅速帶向大海, 以遠離沿岸地區密集的魚類。因此大多數蟹類, 包括低潮間帶和亞潮帶的種類, 都會在高平潮時釋放幼體。又由於潮水有不同的漲幅, 多數潮間帶

的蟹類會在潮水淹沒其棲所時才釋放幼體。高潮間帶由於地勢較高，因此只有在每月漲幅較大的大潮時才會釋放幼體；潮間帶則每月有兩次大潮的高潮淹沒棲地，因此每月有兩次釋放幼體；低潮間帶和亞潮帶則因為每日都有潮水淹沒，因此並沒有特別的周期 (Morgan, 1995) (表 3)。

有些種類的蟹類也在白天釋放幼體，觀察這些幼體的特徵可以發現主要都是具有身體、卵黃、色素細胞 (chromatophores) 的保護色，例如呈現淡黃綠色的體色，可以降低與周遭海水的對比，使魚類不易察覺 (Morgan & Christy, 1995)；其次是具有防禦性的武器 (圖 3)，例如較多或是較長的棘 (Morgan, 1987b, 1989, 1990, 1992; Morgan & Christy, 1995)，或是體型較大 (Morgan & Christy, 1995)，都可以阻礙嘴型較小的捕食浮游生物的魚類的吞嚥，以減低被捕食的壓力，所以能夠在白天釋放幼體。因此 Morgan & Christy (1997) 提議捕食浮游生物的魚類是造成生殖同步的主要選擇壓力。

2. 避免幼體遭受無脊椎動物的捕食

捕食性的無脊椎動物並不靠視覺捕食，在白天夜晚都有可能捕食幼體，因此無法解釋為蟹類在夜晚釋放幼體的主因 (Morgan, 1995)。同時幼體的防禦性武器，例如棘，均是針對捕食浮游生物的魚類，而非捕食性的無脊椎動物 (Morgan, 1989, 1992, 1995)。

3. 降低生理的壓力

降低生理的壓力 (physiological stress) 常被用來解釋雌蟹之所以會在大潮的夜晚高潮釋放幼體的原因，因為這段時間的鹽度和溫度對於幼體的存活最為有利，特別是在大雨和鹽度低的情況之下 (Saigusa, 1981; Forward *et al.*, 1982, 1986)。對雌蟹而言，溫度和乾燥的壓力可能會阻礙她在白天長距離遷移到海濱釋放幼體，然而此種情形並不足以解釋所有潮間帶多樣化的棲所都在類似的時機釋放幼體 (Morgan, 1995; Morgan & Christy, 1995)。另外，能夠在不良的溫度和鹽度下適當存活兩天的招潮蟹 *Uca minax* 幼體，卻仍舊在高潮之後快速的散布到大海中 (Morgan, 1987a)；而棲息在溫度鹽度穩定的潮間帶或亞潮帶的蟹類，卻在大潮的夜晚高潮釋放幼體 (Christy, 1986; Morgan, 1995)，可見生理壓力並非主要的決定因子。

4. 避免幼體遭受紫外線的傷害

紫外線輻射 (ultraviolet radiation, UVR) 會造成在表水 (surface water) 停留的蟹類幼體迅速死亡，因此會影響幼體釋放的時機 (Morgan & Christy, 1996)，幼體若具有色素就能夠避免受到紫外線的傷害，因此可以在白天釋放幼體而存活，不具色素的幼體則必須在夜晚釋放。然而，顏色加深卻也增加被捕食魚類發現的機率。Morgan & Christy (1996) 研究 4 種蟹類，*Eutypa nopeus planus*, *Uca beebei*, *Pachygrapsus transversus*, *Cataleptodius taboganus*，發現幼體具有抵抗紫外線色素的 *P. transversus* 多在白天釋放幼體；而幼體不具有保護色素的 *C. taboganus* 多在夜晚釋放幼體；但幼體不具有保護色素的 *U. beebei* 和 *P. transversus* 卻也在白天釋放，原因可能是不同種類的蟹類幼體對紫外線輻射的敏感性 (vulnerability) 有

所不同。因此，紫外線輻射影響幼體釋放時機的假說還必須有更多的證據來支持。

5. 避免幼體在潮間帶擱淺

潮間帶蟹類的幼體如果在不適當的時機釋放，當潮水退去時，可能會擱淺 (stranding) 在潮間帶，造成幼體死亡，因此雌蟹會選擇在高平潮後立刻釋放幼體 (Salmon *et al.*, 1986)。然而，避免擱淺並不足以解釋潮間帶的蟹類多在漲幅最大的高潮時釋放幼體，因為亞潮帶和低潮間帶的種類，在任何漲幅的高潮釋放幼體，其擱淺的效應應該差不多的，然而，實際上釋放時機並不相同 (Morgan, 1995; Morgan & Christy, 1995)。

6. 促進幼體的著苗

Christy (1978) 提出蟹類幼體釋放的時機是爲了配合數週之後長大的大眼幼蟲利用大潮的漲潮時期，再度著苗於原來成體的棲息地。然而這個著苗時機假說 (settlement-timing hypotheses)，經由測試之後，證明是錯誤的 (Christy 1982)。

7. 節省雌蟹釋放幼體時的能量

高潮間帶的蟹類可能爲了避免長距離行走到海邊花費能量，因而選擇在潮水淹沒棲所時，才在棲所附近釋放幼體，因此會有半月或是月周期。然而事實上許多蟹類每天都在潮間帶到處行走覓食，因此能量的浪費難以有完整的解釋；同時能量的觀點也無法解釋蟹類爲何要在夜晚釋放幼體 (Morgan & Christy, 1995)。

8. 促進幼體的散布

散布 (dispersal) 可以避免雜交 (inbreeding) 或是原棲地的過度擁擠 (overcrowding)，蟹類在潮汐漲幅最大的高潮時釋放幼體，讓幼體迅速衝向大海，再著苗於適當的發育場所 (DeCoursey, 1981)，以達到基因交流 (gene flow) 的目的，因此也可以用散布的觀點來解釋。但是 McConaugha (1992) 卻認爲甲殼類的幼體傾向於回到原來親代的棲息地，即滯留 (retention)，而不傾向於散布。然而，海洋生物幼體散布能力的證明十分的困難，其影響的因子也十分複雜 (Palumbi, 1995; Shanks, 1995; Young, 1995)，但是仍不失爲一個解釋蟹類幼體釋放時機的因子。

四、結語

大多數沿岸的抱卵雌蟹會在大潮時的夜晚高潮在海邊釋放幼體，此節律與某些環境周期是同步的。棲息在潮上帶、高、中、低潮間帶、亞潮帶不同區域的蟹類會有不同的潮汐漲幅節律，包括月節律和半月節律，或具有不同步的節律。幼體釋放的時機大多在高平潮的時候，且多數種類都在夜晚，少數則在白天。Morgan 和 Christy 以魚類捕食壓力的假說完整地解釋這些生殖同步的現象，同時否定了其他的假說。然而，由於研究的種類似嫌不足，要否定其他假說仍必須提供更多的實驗數據才具有較大的說服力。

五、誌 謝

感謝國立中山大學海洋生物研究所劉莉蓮老師對本文的修改與建議，莫顯蕎老師的支持，以及兩位審稿委員的指正意見。

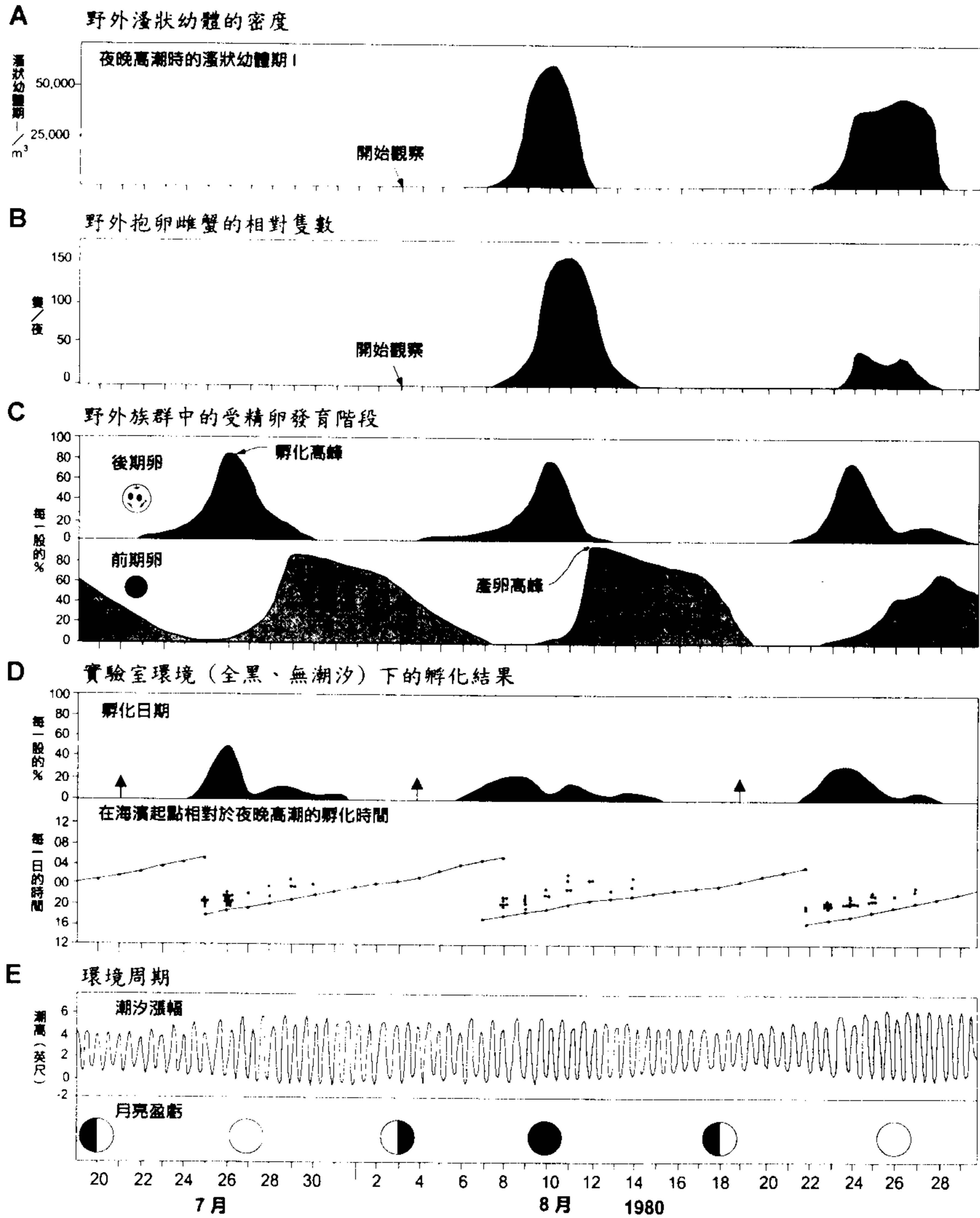


圖 1. *Uca pugilator* 幼體釋放的同步現象。利用不同的實驗方法來決定幼體釋放的時機，研究地點為南卡羅來納州的 North Inlet 河口地區，當地的潮汐周期為半日潮。(A) 是在夜晚高潮時自較淺的潮溪中採集剛孵化的溞狀幼體期 I (zoea I) 的數量。(B) 是在延綿 50 公尺長的海岸上觀察走到海濱的抱卵雌蟹隻數。(A) 和 (B) 的「開始觀察」時間如圖所示，所以只有之後的兩個高峰數據。(C) 在野外捕捉的抱卵雌蟹中，其抱卵的發育階段，上半部是即將在 24 h 以內孵化的成熟後期卵 (late egg stage); 下半部則是剛產出的前期卵 (early egg stage)。(D) 是在新月或滿月的前 7 天 (以垂直向上箭頭↑表示) 在野外採集的 3 股 (cohorts) 抱卵雌蟹，雌蟹個別隔離並置放在全黑、24 °C、無潮汐的實驗室中觀察幼體的釋放，上半部為每日觀察雌蟹的幼體釋放，可知具有半月周期性；而下半部則是每個小時觀察幼體的釋放，並記錄相對於夜晚高潮的潮汐節律，圖中的斜線是每晚海邊高潮開始的時間，點狀部份是雌蟹釋放幼體的時間，都在高潮後不久釋放。(E) 上半部為預測的每日潮汐漲幅周期；下半部是每日的月亮盈虧 (修改自 DeCoursey, 1983)。

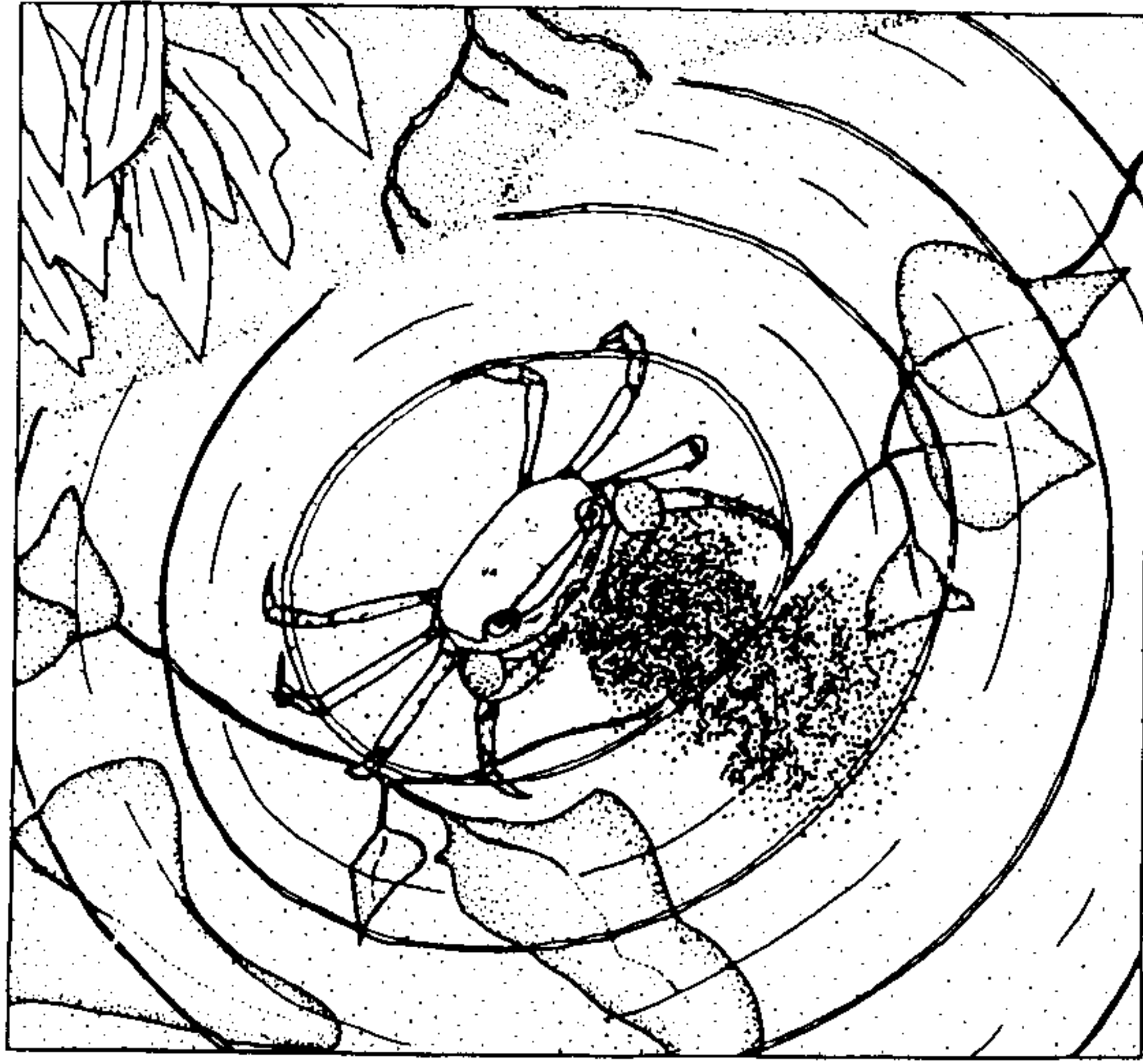


圖 2. 雌性 *Sesarma haematocheir* 釋放幼體的行為。當卵即將孵化時，雌蟹會在海邊釋放幼體，雌蟹抓住石頭或岩塊，激烈的煽動腹部，使剛孵化的幼體釋放到海中 (引自 Saigusa, 1982)。

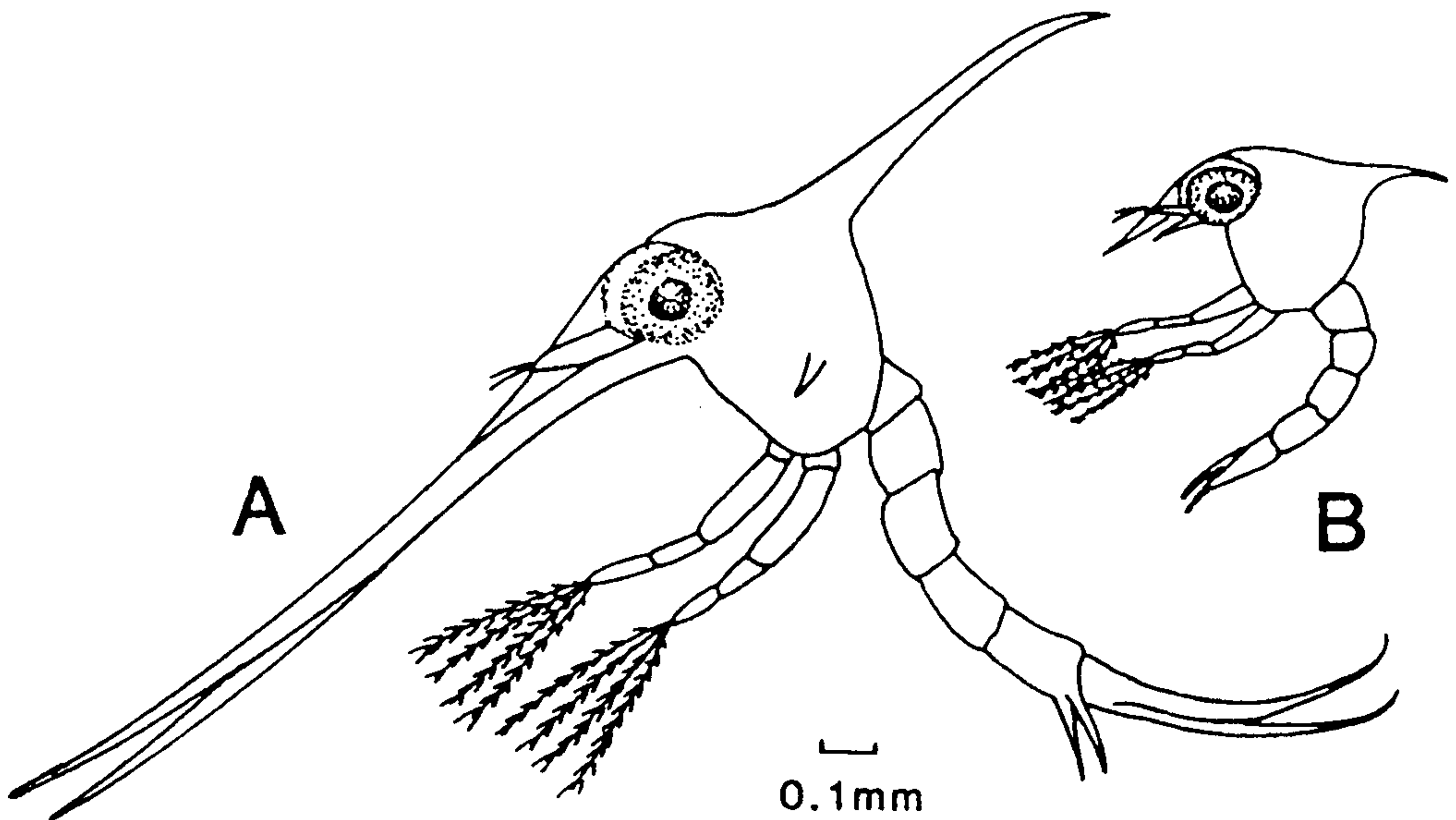


圖 3. 溞狀幼體期 I (zoea I) 的形態。(A) 為 *Rhithropanopeus harrisii* (B) 為 *Uca minax*。由圖中可看出 *R. harrisii* 具有較長的棘，同時體型也較大，因此預期體型小而短棘的 *U. minax* 被捕食的機率會高於 *R. harrisii* (引自 Morgan, 1992)。

六、參考文獻

劉文俊, 1996。台灣의潮汐。個人出版。

- A Merriam-Webster, 1986. *Webster's Ninth New Collegiate Dictionary*. Merriam-Webster Inc., Massachusetts.
- Bergin, M.E., 1981. Hatching rhythms in *Uca pugilator* (Decapoda: Brachyura). *Mar. Biol.* 65: 151-158.
- Caldwell, R.L., 1991. Variation in reproductive behavior in stomatopod Crustacea. In: Bauer, R.T. & J.W. Martin (eds.), *Crustacean Sexual Biology.*, pp. 67-90. Columbia University Press, New York.
- Christy, J.H., 1978. Adaptive significance of reproductive cycles in the fiddler crab *Uca pugilator*: a hypothesis. *Science* 199: 453-455.
- Christy, J.H., 1982. Adaptive significance of semilunar cycles of larval release in fiddler crabs (genus *Uca*): test of an hypothesis. *Biol. Bull.* 163: 251-263.
- Christy, J.H., 1986. Timing of larval release by intertidal crabs on an exposed shore. *Bull. Mar. Sci.* 39: 176-191.
- Christy, J.H. & S.E. Stancyk, 1982. Timing of larval production and flux of invertebrate larvae in a well-mixed estuary. In: Kennedy, V.S. (ed.), *Estuarine Comparisons.*, pp. 489-503. Academic Press, New York.
- De Vries, M.C., C.E. Epifanio & A.I. Dittel, 1983. Lunar rhythms in the egg hatching of the subtidal crustacean: *Callinectes arcuatus* Ordway (Decapoda: Brachyura). *Estu. Coast. Mar. Sci.* 17: 717-724.
- DeCoursey, P.J., 1981. Cyclic reproduction of fiddler crabs, *Uca*: a model for estuarine adaptation. *Estuaries* 4: 263.
- DeCoursey, P.J., 1983. Biological timing. In: Vernberg, F.J. & W.B. Vernberg (eds.), *The Biology of Crustacea, Volume 7, Behavior and Ecology.*, pp. 107-162. Academic Press, New York.
- Forward, R.B., K.J. Lohmann & T.W. Cronin, 1982. Rhythms in larval release by an estuarine crab (*Rhithropanopeus harrisi*). *Biol. Bull.* 163: 287-300.
- Forward, R.B., J.K. Douglass & B.E. Kenney, 1986. Entrainment of the larval release rhythm of the crab *Rhithropanopeus harrisi* (Brachyura: Xanthidae) by cycles in salinity change. *Mar. Biol.* 90: 537-544.
- Forward, R.B., 1987. Larval release rhythms of decapod crustaceans: an overview. *Bull. Mar. Sci.* 41: 165-176.
- Giese, A.C. & H. Kanatani, 1987. Maturation and spawning. In: Giese, A.C., J.S. Pearse & V.B. Pearse (eds.), *Reproduction of Marine Invertebrates, Vol. IX*, pp. 251-329. Blackwell Scientific Publications, California.
- Hill, B.J., 1994. Offshore spawning by the portunid crab *Scylla serrata* (Crustacea: Decapoda). *Mar. Biol.* 120: 379-384.
- McConaughy, J.R., 1992. Decapod larvae: dispersal, mortality, and ecology. A working hypothesis. *Am. Zool.* 32: 512-523.

- Morgan, S.G., 1987a. Adaptive significance of hatching rhythms and dispersal patterns of estuarine crab larvae: avoidance of physiological stress by larval export? *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 113: 71-78.
- Morgan, S.G., 1987b. Morphological and behavioral antipredatory adaptations of decapod zoeae. *Oecologia* 73: 393-400.
- Morgan, S.G., 1989. Adaptive significance of spination in estuarine crab zoeae. *Ecology* 70: 464-482.
- Morgan, S.G., 1990. Impact of planktivorous fishes on dispersal, hatching, and morphology of estuarine crab larvae. *Ecology* 71: 1639-1652.
- Morgan, S.G., 1992. Predation by planktonic and benthic invertebrates on larvae of estuarine crabs. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 163: 91-110.
- Morgan, S.G., 1995. The timing of larval release. In: McEdward, L. (ed.), *Ecology of Marine Invertebrate Larvae.*, pp. 157-191. CRC Press, Boca Raton, Florida.
- Morgan, S.G., 1996a. Plasticity in reproductive timing by crabs in adjacent tidal regimes. *Ecology* 139: 105-118.
- Morgan, S.G., 1996b. Influence of tidal variation on reproductive timing. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 206: 237-251.
- Morgan, S.G. & J.H. Christy, 1994. Plasticity, constraint, and optimality in reproductive timing. *Ecology* 75: 2185-2203.
- Morgan, S.G. & J.H. Christy, 1995. Adaptive significance of the timing of larval release by crabs. *Am. Nat.* 145: 457-479.
- Morgan, S.G. & J.H. Christy, 1996. Survival of marine larvae under the countervailing selective pressures of photodamage and predation. *Limnol. Oceanogr.* 41: 498-504.
- Morgan, S.G. & J.H. Christy, 1997. Planktivorous fishes as selective agents for reproductive synchrony. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 209: 89-101.
- Palmer, J.D., 1990. The rhythmic lives of crabs. *BioScience* 40: 352-358.
- Palmer, J.D., 1996. Time, tide and the living clocks of marine organisms. *Am. Sci.* 84: 570-578.
- Palumbi, S.R., 1995. Using genetics as an indirect estimator of larval dispersal. In: McEdward, L. (ed.), *Ecology of Marine Invertebrate Larvae.*, pp. 369-387. CRC Press, Boca Raton, Florida.
- Saigusa, M., 1980. Entrainment of a semilunar rhythms by a simulated moonlight cycle in the terrestrial crab, *Sesarma haematocheir*. *Oecologia* 46: 38-44.
- Saigusa, M., 1981. Adaptive significance of a semilunar rhythm in the terrestrial crab *Sesarma*. *Biol. Bull.* 160: 311-321.
- Saigusa, M., 1982. Larval release rhythm coinciding with solar day and tidal cycles in the terrestrial crab *Sesarma* — Harmony with the semilunar timing and its adaptive significance. *Biol. Bull.* 162: 371-386.
- Saigusa, M., 1986. The circa-tidal rhythm of larval release in the incubating crab *Sesarma*. *J. Comp. Physiol. A* 159: 21-31.
- Saigusa, M., 1988. Entrainment of tidal and semilunar rhythms by artificial

- moonlight cycles. *Biol. Bull.* 174: 126-138.
- Saigusa, M., 1992a. Phase shift of a tidal rhythm by light-dark cycles in the semi-terrestrial crab *Sesarma pictum*. *Biol. Bull.* 182: 257-264.
- Saigusa, M., 1992b. Observations on egg hatching in the estuarine crab *Sesarma haematocheir*. *Pac. Sci.* 46: 484-494.
- Saigusa, M. & T. Hidaka, 1978. Semilunar rhythm in the zoea- release activity of the land crabs *Sesarma*. *Oecologia* 37: 163- 176.
- Salmon, M. & G.W. Hyatt, 1983. Spatial and temporal aspects of reproduction in North Carolina fiddler crabs (*Uca pugilator* Bosc). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 70: 21-43.
- Salmon, M., W.H. Seiple & S.G. Morgan, 1986. Hatching rhythms of fiddler crabs and associated species at Beaufort, North Carolina. *J. Crust. Biol.* 6: 24-36.
- Shanks, A.L., 1995. Mechanisms of cross-shelf dispersal of larval invertebrates. In: McEdward, L. (ed.), *Ecology of Marine Invertebrate Larvae.*, pp. 323-367. CRC Press, Boca Raton, Florida.
- Webb, H.M., 1983. Persistent rhythms of decapod crustaceans. In: Rebach, S. & D.W. Dunham (eds.), *Studies in Adaptation: the Behavior of Higher Crustacea.*, pp. 197-216. Wiley-Interscience, New York.
- Wheeler, D.E., 1978. Semilunar hatching periodicity in the mud fiddler crab *Uca pugnax* (Smith). *Estuaries* 1: 268-269.
- Wolcott, T.G. & D.L. Wolcott, 1982. Larval loss and spawning behavior in the land crab *Gecarcinus lateralis* (Fréminville). *J. Crust. Biol.* 2: 477-485.
- Young, C.M., 1995. Behavioral and locomotion during the dispersal phase of larval life. In: McEdward, L. (ed.), *Ecology of Marine Invertebrate Larvae.*, pp. 249-277. CRC Press, Boca Raton, Florida.

The Timing of Larval Release by Coastal Crabs

Hsi-Te Shih

Institute of Marine Biology, National Sun Yat-sen University

Abstract

Periodic reproductive synchrony is a common phenomenon occurred in the coastal benthic crab species, especial the timing of larval release. When the night high tide of spring tide, most species of ovigerous female crabs release their larvae near the water edge synchronously. Because there is obvious relationship between the timing of larval release and environmental cycles, the mechanism of larval release can be investigated by endogenous rhythms of marine animals. The endogenous rhythms include tidal, lunadian, daily, semilunar (biweekly), monthly and annual rhythms. The hypothesis of the avoidance of predation of planktivorous fishes is supported by comparison of the timing of larval release of different crab species and the morphological characters and coloration of the larvae. Alternative hypotheses suggested included avoidance of predation by invertebrates, avoidance of physiological stress, avoidance of UV, avoidance of larval stranding, settlement-timing, energy cost of female, and promotion of larval dispersal.

Key words: Reproductive synchrony, Rhythm, Entraining agent, High slack tides