

螃蟹的變性

王嘉祥

臺灣省立博物館動物學組

一、雌雄異體

螃蟹為雌雄異體，兩性具有非常分明的生殖系統，從外部形態和內部構造上，可以很明顯的加以區分。

在外形上，雄蟹一般具有尖窄的腹部，第一、二對腹肢變形為管狀的交接器(gonepod)，其餘腹肢則退化掉；雌蟹正好相反，具有圓寬的腹部，其第一、二對腹肢退化，其餘腹肢則非常發達。（見封底圖一、二、三、四）

在內部構造上，雄性具有一對精巢，精巢連接著輸精管，輸精管後段變形為管狀的射精管（ejaculatory duct），通常開口於第五對步腳的基節或基節與底節之間。精子在輸精管開口處形成為精夾（spermatophore）。雌蟹具有一對卵巢，卵巢連接著輸卵管，輸卵管通常開口於胸部背板，末端且膨大為受精囊（seminal receptacle）。

在交配的行爲中，雄蟹以交接器將精夾傳送到雌蟹的受精囊，當卵粒成熟排出，精卵即在此結合，受精卵黏附在雌蟹的腹肢上。這時候的雌蟹腹部有如一孵卵囊，受精卵就在這裏接受孵育。（見封底圖五）

螃蟹的性別一般是由一對性染色體決定的，這對性染色體可能是異型的(heteromorphic)，也可能是同型的(homomorphic)，可用XX/XY來表示。通常雄蟹為XY染色體，目前已經知道的七種螃蟹的雄性，其性染色體都是XY型；另有一種*Ceriumunida princeps*的雄性為 X_1X_2Y 型。

二、生物性別的轉變

從發生學上來看，雌雄異體的生物，當精、卵細胞結合成受精卵時，由精、卵的性染色體的不同配合，新個體的性別在這一刻就已被決定了，在正常情況下，應該是雌雄分明的。但是，自然界中，却有許多生物的一生，在發育的過程中，歷經雄性、中性（雌雄性）和雌性的變化。這種變化是自然發生的，可以說是發育時期的變化（sex reverse）。螃蟹也有變性的現象，但是，螃蟹的變性並不是自然發生的，而是受到外在因子的影響所造成的，所以不能稱之為發育時期的變性。

三、根頭目簕壺

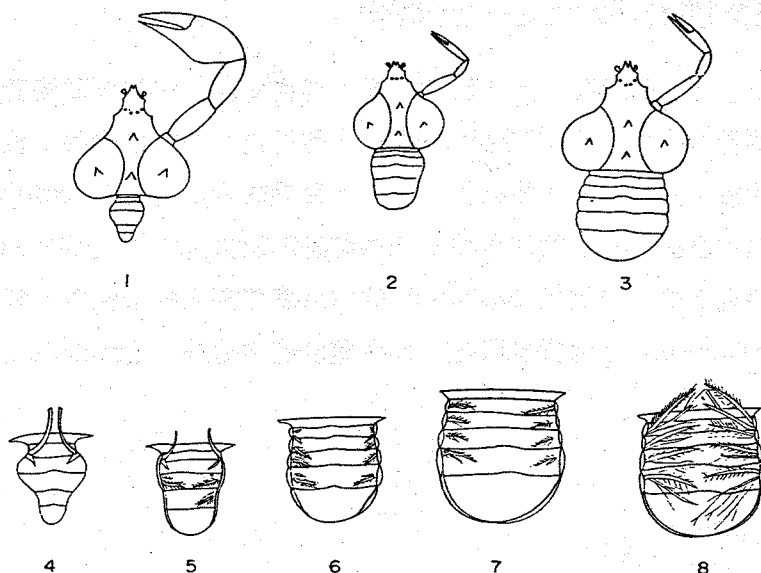
造成螃蟹變性的因子是營寄生生活的簕壺。這級簕壺在分類上屬於根頭目（Order Rhizocephala）。根頭目簕壺和「完胸目」簕壺（Order Thoracica）都屬甲殼綱的蔓腳亞綱（Subclass Cirripedia）。完胸目簕壺的身體外面具有石灰質的殼板，能固着在海中的任何物體上，行固着生活。根頭簕壺的身體裸露，不具有石灰質殼板，而且由於營寄生生活，附肢、感覺器官及消化系統均消失。

四、根頭目簕壺的生活史

根頭簕壺的早期生活史像其他簕壺一樣，也是由受精卵孵化為自由泳動的無節幼蟲，再變成介形幼蟲。介形幼蟲以後的生活史，兩者就截然不同了。完胸目簕壺的介形幼蟲附着在物體上後，就繼續發育成長，行固着生活。而根頭簕壺的介形幼蟲却黏附在螃蟹的身體上，並進入螃蟹體內，展開轟轟烈烈的寄生生活。被根頭簕壺寄生的螃蟹，牠的一生從此也發生了變化。

根頭簕壺的介形幼蟲在水中游動，碰到適當的寄主（螃蟹），就用第一對觸鬚把自己連接在寄主身體的「毛」上，並把全身的附肢捨棄，僅留下頭部；接著頭部內產生許多細胞，變成一個充滿細胞的囊，並把原來的外殼去除，前端並形成一長棘，穿透寄主毛基部的表皮，頭部內的細胞羣就從長棘進入寄主體內，而被血流帶到胸、腹之間，細胞羣就在此處長大，周圍並形成一層膜，成為一個細胞囊。同時，有的還會產生像植物根的構造，貫穿寄主全身，在寄主組織間形成一個密密麻麻的網狀「根系」。最後，細

胞囊形成一管子，並穿出寄主體壁，整個細胞囊就通過此管子，在寄主體外形成一個幾丁質包圍的囊狀物。此囊狀物內含有卵巢和貯精夾，作用就像是一個「生殖囊」，也稱為「內臟囊」。受精卵在此孵化成無節幼蟲後，離開此「囊」，到外面自由游動，再變成介形幼蟲，一旦碰到適當寄主又黏附上去，又展開牠的另一段生活史。（見封底圖六及下圖）



被根頭簾壺寄生的雄蟹，形態上產生「雌性化」的變化。

1, 2, 3 —— 螯漸小，腹部漸寬圓。

4, 5, 6, 7, 8 —— 雌性腹肢形成，雄性交尾器消失。

五、根頭目簾壺對螃蟹的影響

被根頭簾壺寄生且體內充滿網狀根系的螃蟹，有兩項重要的變化：蛻皮停止在 C_4 階段（註），外形發生改變；外部形態的改變通常發生在雄蟹身上。這些變化處處顯現出雌性的特徵，如：螯變小、腹部變圓寬、腹部產生腹肢等。這些變化，是否就是所謂的「變性」呢？有些科學家們並不認同，他們認為這只能稱為「雌性化」(feminization)。

真正的變性的例子，是由 Dr. G. Smith 所發現的。他發現當螃蟹 *Inachus scorpio*（雄）被根頭簾壺 *Sacculina* 寄生後，除了外部形態有雌性化的變化外，內部的精巢也漸失去功能；最奇特的是，當將寄生的 *Sacculina* 除去後，*I. scorpio* 的「精巢」又再

活躍起來，但是內部却含有卵母細胞（Oocytes），這意謂著原來的精巢已被卵巢取代了，這才是真正的「變性」。

寄生生物使寄主發生變性的現象，生物學上稱為「寄生性去勢」（parasitic castration），根頭簾壺和螃蟹是其中最著名的例子。

六、螃蟹雌性化或變性的機制

「蛻皮停止」、「雌性化」、「變性」等，為何會發生在被根頭簾壺寄生的雄蟹身上呢？最早的解釋是Giard（1952）所提出的，他認為是根頭簾壺的「根系」把雄蟹的生殖腺破壞的緣故。這種說法，後來被摒棄了。目前的看法是，*Sacculina* 會釋出某種物質，這種物質會直接或間接的作用在寄主的神經分泌作用上。這是由Rubiliani-Durozvi等，在1980年提出的；他們以 *Sacculina* 的抽出液注射入螃蟹體內，發現腹神經節分泌核周質（perikaryons）的機制退化，且生殖細胞有團縮（pycnosis）的現象，而提出這項看法。

七、參考資料

1. 易希陶（民國63年11月）“動物學”，中山自然科學大辭典第九冊，臺灣商務印書館，340-342。
2. 譚天錫等（民國63年11月）“普通動物學”，環球書社，355-356。
3. Calman, W. T. (1909) "Crustacea" Abam and Charles Black, London, 106 - 142。
4. Cheng, T. C. (1970) "Symbiosis" Western Publishing company, Inc., 228-234。
5. Provenzano, A. J. (1983) "Pathobiology" The Biology of Crustacea Vol.6, Academic Press, New York, 132-136。

附註：

依 Drach（1939），甲殼類脫殼，各階段之特徵如下：

A 階段：剛剛脫完殼，不進食。

A₁: 外骨骼柔軟，水分仍繼續吸收使體重增加。

A₂: 表皮開始礦質化，外骨骼仍柔軟，水分含量 86%。

B 階段：為新殼鈣化階段，不進食。

B₁: 鈣層開始分泌，股肢節和跗肢節可彎曲而不斷裂，水分含量 85%。

B₂: 外骨骼繼續分泌，股肢節和跗肢節彎曲則斷裂，水分含量為 83%。

C 階段：表皮變硬，開始進食。

C₁: 組織生長的主要階段，水分含量為 80%。

C₂: 組織繼續生長，跗肢的表皮輕擠壓會凹下，水分含量為 76%。

C₃: 體軀變硬，但頭胸甲前端和側面鈣化仍不完全，水分含量為 61%。

C₄: 為脫皮中期 (intermoult)，鈣化完全，並產生薄膜層，開始累積代謝產物，水分含量為 61%。

D 階段：為下次脫殼的預備階段，開始行鈣的再吸收，新殼的最外層已形成，並停止進食。在 D₂ 之後，活動減少，水分含量為 59~61%。

D₁: 舊剛毛基部有新剛毛之出現，並且新的上表皮由皮下組織分泌出。

D₂: 分泌新的色素層。

D₃: 自舊殼行大量的鈣吸收作用，並造成斷裂，留下適當的空間。

D₄: 沿著裂開的線，鈣吸收更完全，因而造成表皮的一道裂縫，作為脫殼分離的地方，並開始吸收水分。

E 階段：個體自舊殼脫出，並行快速的吸收水分。

脫殼中每一階段所佔的時間比例依種類而異，其大約比例為 A 階段 2%，B 階段 8%，C 階段 71%，D 階段 19%，並因年齡、季節有變化，且受溫度和營養狀況影響。

(本資料取材自中國水產第 369 期，林明輝著：甲殼類脫殼的過程及生理。)

圖片說明：(見封底圖)

圖一：雄性的 *Carcinoplax longimana*，具有尖窄的腹部。

圖二：將雄性的 *C. longimana* 腹部掀開，可以看到第一、二對腹肢變形成的交接器，其餘腹肢則退化掉。

圖三：雌性的 *C. longimana*，具有寬圓的腹部。

圖四：將雌性的 *C. longimana* 腹部掀開，可以看到發達的腹肢。

圖五：抱卵的雌 *C. longimana*，卵粒黏附在腹肢上。

圖六：被根頭簾壺寄生的螃蟹。根頭簾壺的內臟囊明顯可見。