

以異速成長推估臺灣特有種奇異陸相手蟹 (*Geosesarma mirum*) 的最小性成熟體型

Estimating the Minimum Size at Sexual Maturity of the Taiwan Endemic Crab *Geosesarma mirum* Using Allometric Growth

吳欣諭¹、張素菁^{1*}、施志昀²、賴弘智³

Hsin-Yu Wu¹, Su-Ching Chang^{1*}, Jhy-Yun Shy² and Hong-Thih Lai³

¹國立嘉義大學生物資源學系 600355 嘉義市東區鹿寮里學府路 300 號

²國立澎湖科技大學水產養殖系 880011 澎湖縣馬公市六合路 300 號

³國立嘉義大學水生生物科學系 600355 嘉義市東區鹿寮里學府路 300 號

¹Department of Biological Resources, National Chiayi University, 300 Xuefu Rd., Luliao Village, Chiayi City 600355, Taiwan (R.O.C).

²Department of Aquaculture, National Penghu University of Science and Technology, No.300, Liuhe Rd., Magong City, Penghu County 880011, Taiwan (R.O.C).

³Department of Aquatic Biosciences, National Chiayi University, 300 Xuefu Rd., Luliao Village, Chiayi City 600355, Taiwan (R.O.C).

*通訊作者: scchang@mail.ncyu.edu.tw

*Corresponding author: scchang@mail.ncyu.edu.tw

摘要

奇異陸相手蟹 (*Geosesarma mirum* Shy and Ng, 2019) 是臺灣特有的小型淡水蟹類，僅分布於臺海中南部部分溪流中游，具陸封型及幼生直接發育的生活史。為建立奇異陸相手蟹基礎生物學資料庫，作為未來野外監測與保育管理參考，本研究利用形質數據來探討此臺灣特有種之最小性成熟體型。在正模式地成功採獲約 200 隻個體 (雌雄各約 100 隻)、進行形質測量 (背甲長與寬、螯足前節長與寬、第三腹節寬)，以及利用分段線性迴歸分析異速生長變化後，結果顯示此臺灣特有種雌性最小性成熟背甲寬為 6.1 mm (腹節寬約 3.8–3.9 mm)，雄性最小性成熟背甲寬為 9.7 mm (螯足面積約 13.0 mm²)。

關鍵字：陸相手蟹屬、最小性成熟、形態測量、直接發育、異速成長

Abstract

Geosesarma mirum Shy and Ng, 2019 is a small freshwater endemic crab in Taiwan. It has a land-locked life cycle with direct larval development and is distributed in the middle reaches of some streams in central and southern Taiwan. However, little is known about the basic biology of this endemic species. Establishing baseline biological data is therefore essential for future population monitoring and conservation management. The present study aimed to estimate the minimum size at sexual maturity in *G. mirum* using morphometric analyses. Approximately 200 individuals (ca. 100 of each sex) were collected from the type locality. Five morphological variables were measured, including carapace length (CL), carapace width (CW), propodal length (PL), propodal width (PW) and width of the third abdominal somite (AW). The results revealed distinct sex-specific allometric growth patterns, reflecting differences in reproductive investment between males and females. Segmented linear regression analyses further indicate that the minimum CW at sexual maturity was 6.1 mm in females (AW approximately 3.8–3.9 mm) and 9.7 mm in males (PL × PW approximately 13.0 mm²).

Key words: *Geosesarma*, minimum sexual maturity, morphometry, direct development, allometric growth

收件時間：2026 年 01 月 29 日 Received: January 29, 2026

接受時間：2026 年 03 月 19 日 Accepted: March 19, 2026

緒言

陸相手蟹屬 (*Geosesarma* De Man, 1892) 是一群半陸生或陸生型蟹類，全球已知約 70 種 (Shahdadi and Ng 2024)，絕大多數種類具有短或無浮游幼體時期的縮短型發育 (Ng and Wowor 2019)，主要分布於東南亞熱帶地區 (包括安達曼群島、泰國、馬來西亞、印尼、巴布亞新幾內亞、菲律賓等)，臺灣則是此屬目前已知全球分布最北的區域 (Shy and Ng 2019)。

臺灣目前已知有兩種陸相手蟹，分別為定物

陸相手蟹 (*Geosesarma hednon* Ng, Liu and Schubart, 2004) 與奇異陸相手蟹 (*Geosesarma mirum* Shy and Ng, 2019)。定物陸相手蟹目前已知分布於菲律賓與臺灣，幼苗需要降海繁殖以完成生活史，具有陸相手蟹屬中少見的普通型幼苗發育生活史 (Ng et al. 2004)。奇異陸相手蟹目前僅知分布於臺灣，是臺灣特有的小型淡水蟹類 (雄性與雌性已知最大背甲長寬分別為 10.8 × 11.9 mm 與 10.1 × 12.2 mm)；由於野外已觀察到奇異陸相手蟹卵徑較大與具有抱幼行為，故研究認為奇異陸相手蟹的發育過程中不具浮游幼體時期，

蟹類成長過程中，在進入性成熟階段前，不同性別會出現形態與生理上的差異，如生殖腺發育、背甲寬、螯足長度、腹節寬度等 (Hartnoll 1974; Fernández-Vergaz et al. 2000; Santos et al. 2023)。許多生殖生物學研究即利用此成長變異特性來探討蟹類的性成熟 (Leme 2005; Leal et al. 2008; Rasheed and Mustaquim 2010; Santos et al. 2023)。生理性成熟可依據蟹類體內生殖腺的顏色、體積與質地，以及雄蟹輸精管膨大程度等來判斷生殖腺發育程度，亦可計算生殖腺指數 (Gonado somatic Index, GSI) (Leme 2005; Leal et al. 2008; Easton et al. 2023)。形態性成熟則是透過測量不同大小個體之外部形態 (如背甲寬、螯足長度、腹節寬度) 後，運用異速生長分析 (Allometric growth analysis) 來推估最小性成熟個體 (Pinheiro and Fransozo 1998; Leme 2005; Leal et al. 2008; Rasheed and Mustaquim 2010; Ribeiro et al. 2013)。部分研究指出，形態特徵與生殖腺發育的變化時序可能存在差異 (Leme 2005; Rasheed and Mustaquim 2010; Santos et al. 2023)，環境條件亦可能影響蟹類性成熟的體型與時機 (Easton et al. 2023)。由於形態特徵容易量測且不需犧牲個體，因此利用異速生長分析已廣泛應用於推估各類蟹類性成熟體型，成為探討蟹類生活史特徵的重要方法之一。

奇異陸相手蟹是臺灣特有的小型淡水蟹類，生活史皆在淡水域完成，其族群結構可能與其他淡水蟹類一樣受到棲地急遽變化或外來入侵種而改變 (Gillanders and Kingsford 2002; Strayer 2010)，甚或威脅其生存；加上奇異陸相手蟹僅已知分布於臺灣，因此瞭解其最小性成熟體型對於延伸探討生殖與環境之關係有重要幫助。本研究利用影像分析軟體，首度針對奇異陸相手蟹進行形質測量，並利用分段線性迴歸分析來推斷此特有種的最小性成熟體型，期能先行累積基礎生物學資料，作為未來物種保育或相關政策參考。

材料與方法

一、採集地點與方式

本研究參考 Shy and Ng (2019)，於枯水期 (2023 年 11 月下旬至 12 月中旬)，至奇異陸相手蟹正模式產地—嘉義縣中埔鄉崙仔頂水圳，以徒手翻找石塊並輔以鏟子挖掘棲息洞口周圍淺層土壤的方式，隨機捕捉所有肉眼可見的奇異陸相手蟹個體 (圖 1 A)。

二、形質測量

採獲之個體全數帶回實驗室，先以肉眼並輔以解剖顯微鏡的方式，觀察腹甲形態來判定個體性別，再將個體放置碎冰上，降低其活動力後，以 OLYMPUS Tough TG-6 防水相機進行拍攝紀錄。所有個體皆於採集當天完成拍照與量測記錄後，隨即釋回原棲地。由於奇異陸相手蟹體型相當小，故每隻個體照片最終會逐一匯入圖像分析軟體 ImageJ (ver. 1.53t, National Institutes of Health, USA; Schinder et al. 2012) 來測量形質，降低測量誤差。測量項目 (圖 1 B、C) 包括：

- (一) 背甲寬 (Carapace width, CW，黃)
- (二) 背甲長 (Carapace length, CL，紅)
- (三) 螯足前節長 (Propodus length, PL，藍)
- (四) 螯足前節寬 (Propodus width, PW，綠)
- (五) 第三腹節寬 (Abdominal width, AW，白)

三、數據分析

本研究利用 R 語言進行下列分析：

- (一) 使用 Wilcoxon 符號排序檢定 (Wilcoxon signed rank test)，比較性別間形質是否有顯著差異。
- (二) 使用斯皮爾曼相關性分析 (Spearman correlation)，探討不同性別個體的體型與腹節及螯足形質間之關係與關聯性強度。

(三) 利用 R package "Segmented" 進行分段線性迴歸分析，找出螯足與腹節出現異速成長時之雌雄個體體型。

結果

一、基本形質測量結果與相關性分析

本研究共採獲 102 隻雄性及 108 隻雌性，總計 210 隻個體。雌性個體背甲長 (CL) 與寬 (CW) 分別介於 2.0–10.1 mm 與 2.1–12.2 mm 之間，雄性個體 CL 及 CW 則分別介於 2.2–11.0 mm 與 2.3–12.4 mm 之間 (圖 2 A、B)。Wilcoxon 符號排序檢定結果顯示，雌雄個體間之 CL 與 CW 無顯著差異；Spearman 相關性分析則顯示，無論是雌性或雄性個體，CL 及 CW 皆具有顯著且高度正相關性 ($p < 0.001$, $R^2 = 0.98$) (圖 2 C)。

雄性個體螯足前節長 (PL) 與寬 (PW) 分別介於 0.9–11.0 mm 及 0.4–5.9 mm 之間，雌性個體則分別介於 0.7–7.0 mm 及 0.2–2.9 mm 之間 (圖 3 A、B)。Wilcoxon 符號排序檢定結果顯示，雄性個體的 PL 及 PW 皆顯著大於雌性 ($p < 0.01$)；Spearman 相關性分析顯示，無論是雄性或雌性個體，螯足 PL 與 PW 間具有中等程度正相關性 ($p < 0.001$, $R^2 > 0.70$) (圖 3 C)。

雌性與雄性個體的第三腹節寬 (AW) 分別介於 1.4–9.3 mm 及 0.7–4.5 mm 之間 (圖 4)。Wilcoxon 符號排序檢定結果顯示，雌性的 AW 顯著大於雄性個體 ($p < 0.001$)。

二、背甲與螯足／腹節形質數據相關性分析

Spearman 相關性分析結果顯示，兩種性別之螯足前節面積 (PL × PW) 和第三腹節寬 (AW) 皆會隨著背甲寬 (CW) 度增加而增加。在 CW 相同的條件下，雌性個體具有比雄性更寬的腹部 (圖 5 A)，而雄性個體則普遍擁有比雌性更大的螯足 (圖 5 B)。相較於雄性個體，雌性個體的 AW 有異速成長的趨勢 (圖 5 A)；反之，相較於雌性個體，雄性個體螯足 (PL × PW) 出現異速成長趨勢 (圖 5 B)。

三、分段線性迴歸分析

針對雄性個體的螯足前節面積 (PL × PW)，以及雌性個體的第三腹節寬 (AW) 進行分段線性迴歸分析後，結果顯示，雄性個體的螯足在背甲寬 (CW) 達到 9.7 mm 時 (PL × PW 面積約 13.0 mm²) 出現異速生長 (圖 6 A)，雌性個體的第三腹節寬則在 CW 達到 6.1 mm (AW 約 3.8–3.9 mm) 時，出現異速生長 (圖 6 B)。

討論

研究結果顯示，奇異陸相手蟹的體型大小無顯著的性別差異 (圖 2 A、B) 且背甲長與寬有顯著高度正相關 ($p < 0.001$, $R^2 = 0.98$; 圖 2 C)。在成長過程中，奇異陸相手蟹的腹節寬度及螯足大小會因性別而開始出現成長差異；相同體型的條件下，雄性普遍具有較大的螯足，而雌性則有較寬的腹部 (圖 5)，顯示奇異陸相手蟹在性別繁殖策略上的能量分配趨勢不同，其中雄性傾向投入能量於發展螯足，雌性則偏向優先發育腹部寬度。過去已有研究顯示不同性別蟹類個體會因其繁殖策略而著重不同的構造發展 (Lee et al. 2024)，其中雄性個體會將能量投資在發展螯足，以利於與雌蟹互動或交配 (Kobayashi and Archdale 2020)，強化競爭配偶繁殖優勢，而雌性個體通常將能量投資於發展腹部，有利於其抱卵及護卵功能，增加繁殖成功率 (Hines 1992; Rasheed et al. 2010; Akther et al. 2024)。

進一步以分段線性迴歸分析判定雄性螯足與雌性腹部的異速成長起點後，結果顯示雌性最小性成熟個體為 6.1 mm，小於雄性最小性成熟個體 (背甲寬 9.7 mm) (圖 6)，此現象可能與不同性別的繁殖策略與性擇壓力有關。雌性蟹類個體主要將能量投資於產卵與抱卵育幼，若較早達到性成熟可增加其生命週期中的繁殖機會與整體繁殖量，而雄性則常傾向延長成長期來發展體型或相關繁殖構造 (如螯足)，以利其競爭交配，提高交配成功率。此種因性別差異所造成的能量分配模式，被認為是影響蟹類性成熟體型差異的重要因

本篇是首個推測臺灣特有種奇異陸相手蟹最小性成熟體型之研究，利用蟹類性成熟前會將能量投注在發展特定繁殖相關形態 (例如：螯足、腹部等) 的特性，探討奇異陸相手蟹的最小性成熟體型，以做為未來該物種相關保育政策擬定之參考資料。未來若能夠進行性腺發育組織學研究，將有助於更精確地界定此臺灣特有種的最小性成熟體型。

引用文獻

- Akther, S., M. A. Hossain, D., Pandit, T. R., Chowdhury and S. Mian. 2024. Morphometrics and reproductive characteristics of the freshwater crab *Sartoriana spinigera* from the habitat of Ratargul Swamp Forest, Bangladesh: an approach to conservation. *Scientifica* 2024: 4550875.
- De Man, J. G. 1892. Decapoden des Indischen Archipels. pp. 265-527. In: M. Weber (ed.). *Zoologische Ergebnisse einer Reise in Niederländisch Ost-Indien*, 2, Leiden, Netherlands.
- Easton, B. A. A., A. Boon, J. Richards and K. Scott. 2023. Comparing the size at onset of sexual maturity of edible crab (*Cancer pagurus*, Cancridae) in Berwickshire and Northumberland. *Fishes* 8: 260.
- Fernández-Vergaz, V., L. J. L. Abellán and E. Balguerías. 2000. Morphometric, functional and sexual maturity of the deep-sea red crab *Chaceon affinis* inhabiting Canary Island waters: chronology of maturation. *Marine Ecology Progress Series* 204: 169-178.
- Gillanders, B. M. and M. J. Kingsford. 2002. Impact of changes in flow of freshwater on estuarine and open coastal habitats and the associated organisms. *Oceanography and Marine Biology, an Annual Review* 40: 233-309.
- Hartnoll, R. G. 1974. Variation in growth pattern between some secondary sexual characters in crabs (Decapoda Brachyura). *Crustaceana* 27: 131-136.
- Hartnoll, R. G. 1978. The determination of relative growth in Crustacea. *Crustaceana* 34: 281-293.
- Hines, A. H. 1982. Allometric constraints and variables of reproductive effort in brachyuran crabs. *Marine Biology* 69: 309-320.
- Hines, A. H. 1992. Constraint on reproductive output in brachyuran crabs: fecundity, brood size, and body size relationships. *American Zoologist* 32: 503-517.
- Kobayashi, S. and M. V. Archdale. 2020. Sexual traits and reproductive strategy of the leucosiid crab *Pyrhila pisum*. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 100: 939-948.
- Leal, G. A., J. B. Dima, F. G. Dellatorre and P. J. Barón. 2008. Schedule of reproductive events and maturity at size of the Patagonian stone crab *Platyxanthus patagonicus* (Brachyura, Platyxanthidae). *Journal of Crustacean Biology* 28: 262-269.
- Leme, M. H. A. 2004. Fecundity and fertility of the mangrove crab *Sesarma rectum* Randall, 1840 (Grapsoidea) from Ubatuba, São Paulo, Brazil. *Nauplius* 12: 39-44.
- Leme, M. H. A. 2005. Size at sexual maturity of female crabs *Sesarma rectum* Randall (Crustacea, Brachyura) and ontogenetic variations in the abdomen relative growth. *Revista Brasileira de Zoologia* 22: 433-437.
- Ng, P. K. L., H. C. Liu and C. D. Schubart. 2004. *Geosesarma hednon*, a new species of terrestrial

- crab (Crustacea: Decapoda: Brachyura: Sesarmidae) from Taiwan and the Philippines. *Raffles Bulletin of Zoology* 52: 239-249.
- Ng, P. K. L. and D. Wowor. 2019. The vampire crabs of Java, with descriptions of five new species from Mount Halimun Salak National Park, West Java, Indonesia (Crustacea: Brachyura: Sesarmidae: Geosesarma). *Raffles Bulletin of Zoology* 67: 217-246.
- Pinheiro, M. A. A. and A. Fransozo. 1998. Sexual maturity of the speckled swimming crab *Arenaeus cribrarius* (Lamarck, 1818) (Decapoda, Brachyura, Portunidae), in the Ubatuba littoral, São Paulo state, Brazil. *Crustaceana* 71: 434-452.
- Rasheed, S. and J. Mustaqim. 2010. Size at sexual maturity, breeding season and fecundity of three-spot swimming crab *Portunus sanguinolentus* (Herbst, 1783) (Decapoda, Brachyura, Portunidae) occurring in the coastal waters of Karachi, Pakistan. *Fisheries Research* 103: 56-62.
- Ribeiro, F. B., H. M. Cascon and L. E. A. Bezerra. 2013. Morphometric sexual maturity and allometric growth of the crab *Sesarma rectum* Randall, 1840 (Crustacea: Sesarmidae) in an impacted tropical mangrove in northeast Brazil. *Latin American Journal of Aquatic Research* 41: 361-368.
- Santos, M. P., V. Fransozo, G. R. L. Gonçalves, R. C. d. Costa and M. L. Negreiros-Fransozo. 2023. Relative growth and sexual maturity of the spider crab *Libinia spinosa* Guérin, 1832 (Brachyura: Majoidea: Epialtidae), from the Southeast Brazilian coast. *Invertebrate Reproduction & Development* 67: 37-46.
- Schneider, C. A., W. S. Rasband and K. W. Eliceiri. 2012. NIH Image to ImageJ: 25 years of image analysis. *Nature Methods* 9: 671-675.
- Shahdadi, A. and P. K. L. Ng. 2024. The genus *Geosesarma* De Man, 1892 (Decapoda, Brachyura, Sesarmidae) from Sulawesi, Indonesia. *Crustaceana* 97: 897-921.
- Shy, J. Y. and P. K. L. Ng. 2019. *Geosesarma mirum*, a new species of semi-terrestrial sesarmidae crab (Crustacea, Decapoda, Brachyura) from central Taiwan. *ZooKeys* 858: 35198.
- Strayer, D. L. 2010. Alien species in fresh waters: ecological effects, interactions with other stressors, and prospects for the future. *Freshwater biology* 55: 152-174.
- Thatje, S., G. A. Lovrich and K. Anger. 2004. Egg production, hatching rates, and abbreviated larval development of *Campylonotus vagans* Bate, 1888 (Crustacea: Decapoda: Caridea), in subantarctic waters. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 301:15-27.

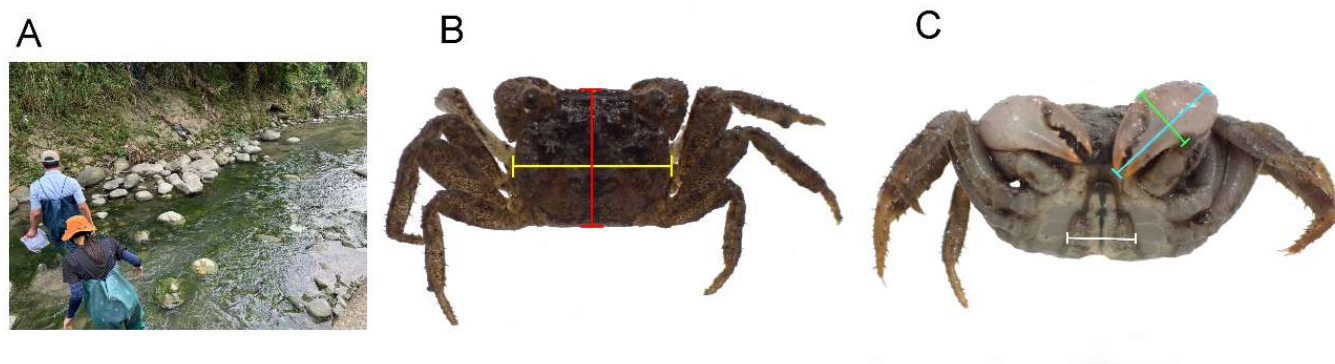


圖 1. A：採集棲地照；B：形質測量 (背面)；C：形質測量 (腹面)。

Fig. 1. **A**, field collection; **B**, morphometric measurements of carapace width (CW, yellow) and length (CL, red); **C**, abdominal width (AW, white), propodal length (PL, blue), and width (PW, green) of a crab.

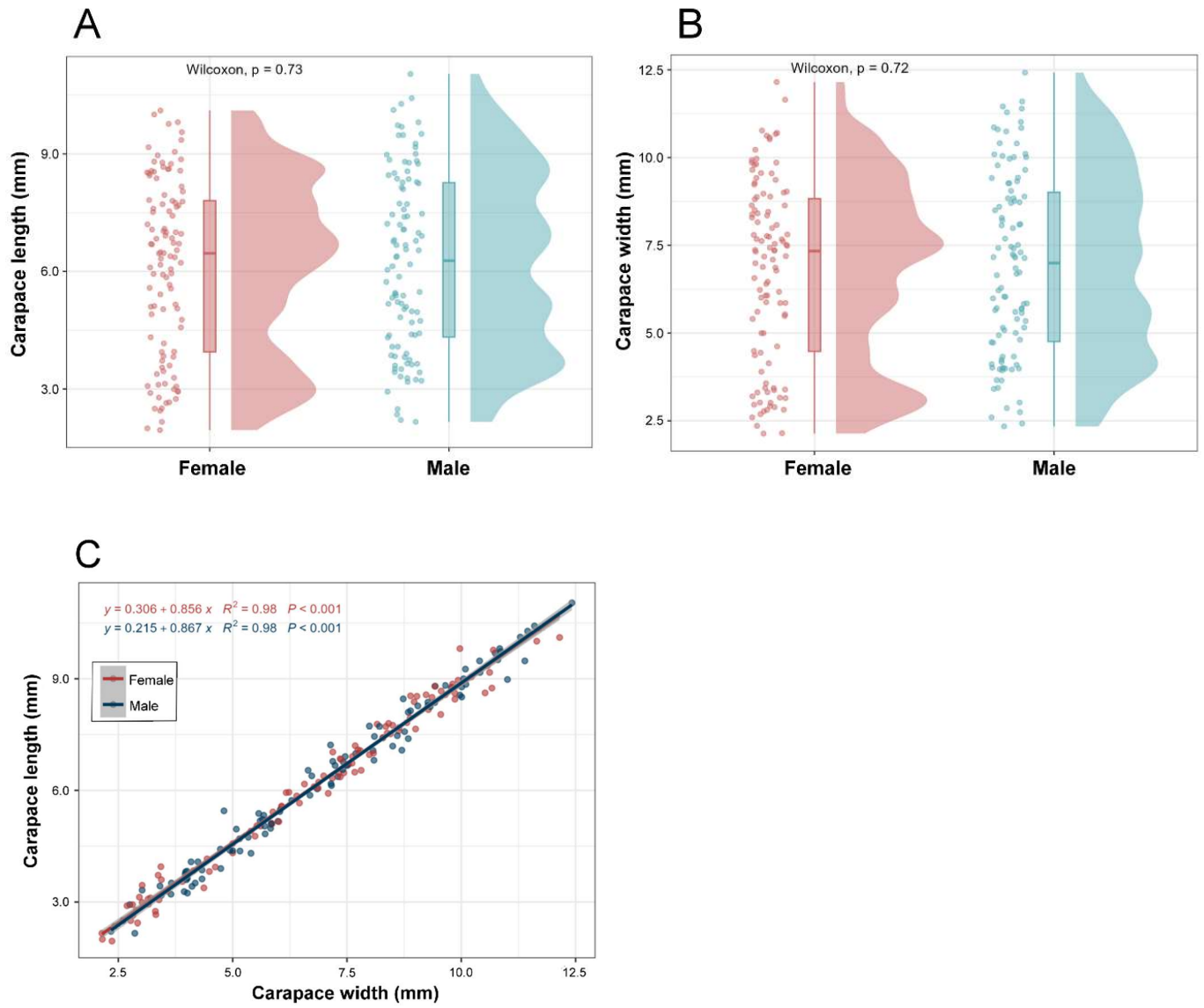


圖 2. 雌雄個體—A：背甲長 (CL) 雲雨圖；B：背甲寬 (CW) 雲雨圖；C：背甲長寬 (CL and CW) 散佈圖。

Fig. 2. Raincloud plots of the carapace measurements in males and females: **A**, carapace length (CL); **B**, carapace width (CW); **C**, scatter plot of correlation between CL and CW.

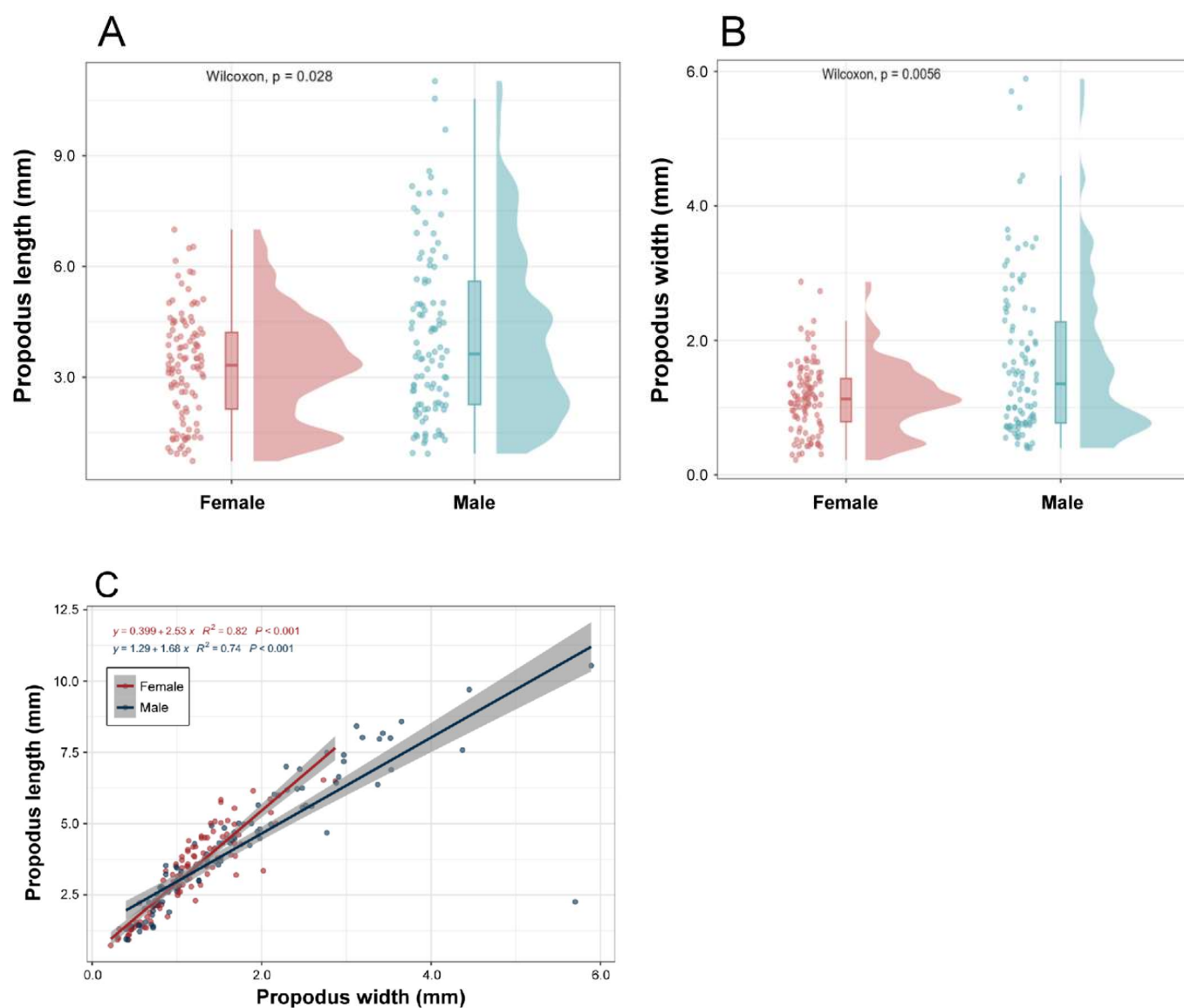


圖 3. 雌雄個體—A：螯足前節長 (PL) 雲雨圖；B：螯足前節寬 (PW) 雲雨圖；C：螯足前節長 (PL)、寬 (PW) 散佈圖。

Fig. 3. Raincloud plots of the propodus measurements in males and females: **A**, propodal length (PL); **B**, propodal width (PW); **C**, scatter plot of correlation between PL and PW.

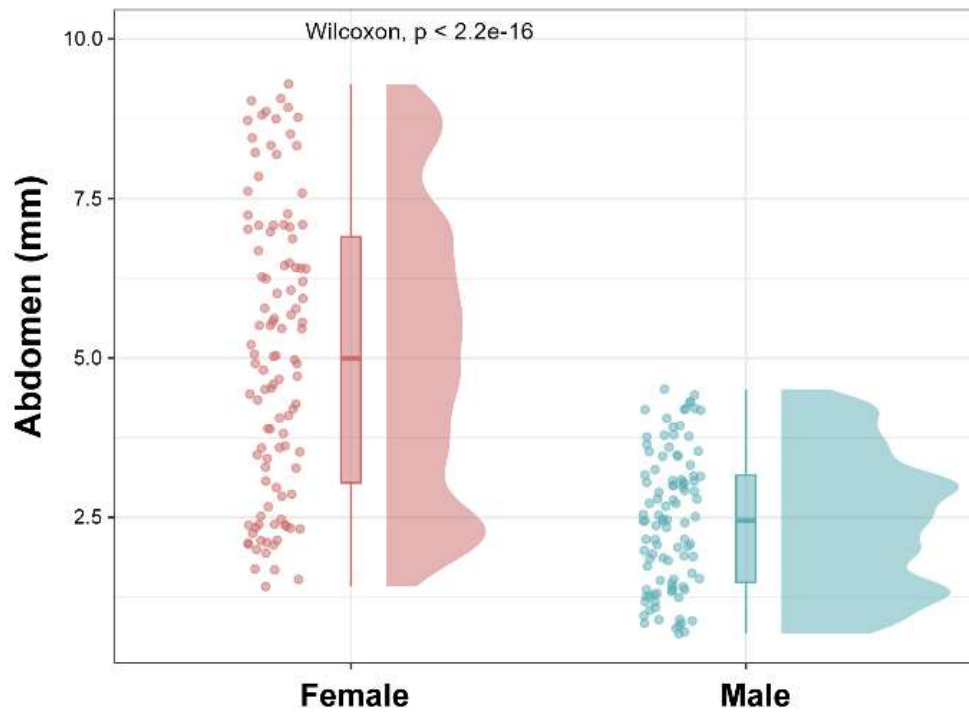


圖 4. 第三腹節寬 (AW) 散佈圖。

Fig. 4. Raincloud plots of abdominal width (AW, mm) in males and females.

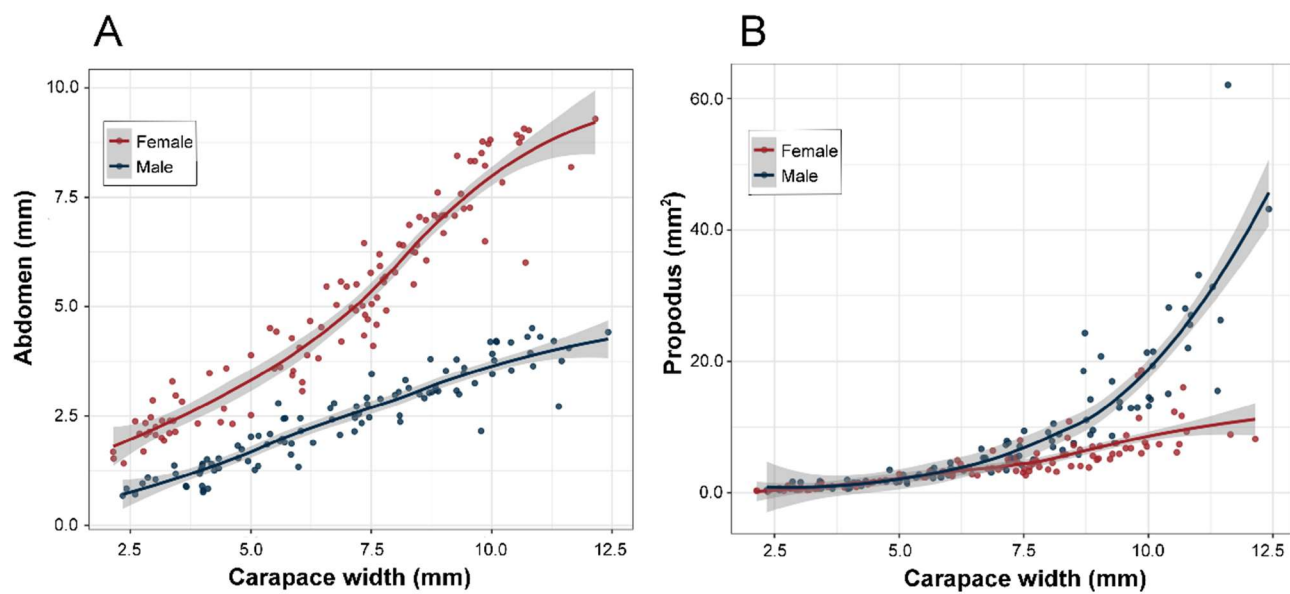


圖 5. A：第三腹節寬 (AW) 與背甲寬 (CW) 散佈圖；B：螯足面積 (PL × PW) 與背甲寬 (CW) 散佈圖。

Fig. 5. Scatter plots of carapace width (CW) relative to: **A**, abdominal width (AW, mm); **B**, propodal area (= PL × PW, mm²).

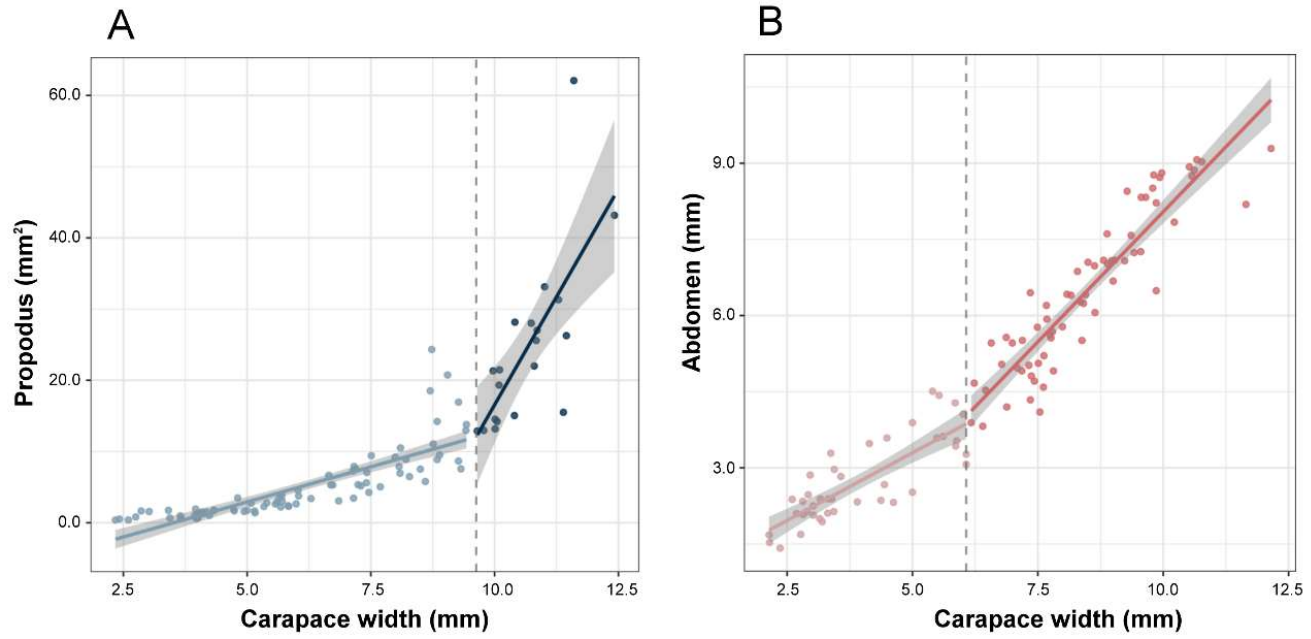


圖 6. 分段線性迴歸分析－A：雄性個體螯足前節面積 (PL × PW)；B：雌性個體第三腹節寬 (AW)。

Fig. 6. Segmented linear regression analysis of: **A**, propodal area (= PL × PW, mm²) in males; **B**, abdominal width (AW, mm) in females.