向海致敬與學習：探究章魚哥家族

圖文／李孟芳

章魚是唯一名列「地球上最聰明動物」排行的海洋無脊椎動物，在電影或卡通動畫中，也總是少不了它的身影，例如「神鬼奇航 *Pirates of the Caribbean*」、「海綿寶寶-章魚哥 *The SpongeBob Movie: Sponge Out of Water*」及「尋找多麗 *Finding Dory*」，甚至連世界盃足球賽的輸贏，都要先請「章魚保羅 （*Der Tintenfisch Paul Oktopus*）」來論斷！

在動物分類上，章魚、鸚鵡螺、烏賊、魷魚都屬於軟體動物門頭足綱生物，所謂頭足類就是指「腳長在頭上」的海洋中生物，現生頭足類物種分為鸚鵡螺亞綱（Nautiloidea，如鸚鵡螺）及鞘亞綱（Coleoidea），而鞘亞綱包含璇殼烏賊目（Spirulida）、幽靈蛸目（Vampyromorpha）[前兩者臺灣海域尚無發現]、烏賊目（Sepioidea，如虎斑烏賊）、閉眼魷目（Myopsida，如劍尖槍魷）、開眼魷目（Oegopsida，如太平洋魷魚）、及八腕目（Octopoda 如中華蛸）等六個目；然而臺灣民間及各漁市場常使用的俗名如墨魚、目賊仔，花枝、小卷、鎖管、透抽、軟絲仔、石拒及章魚等，常造成許多混淆與誤用，筆者將各物種依形態辨識特徵及分類歸屬做一釐清如表 1 及圖 1。

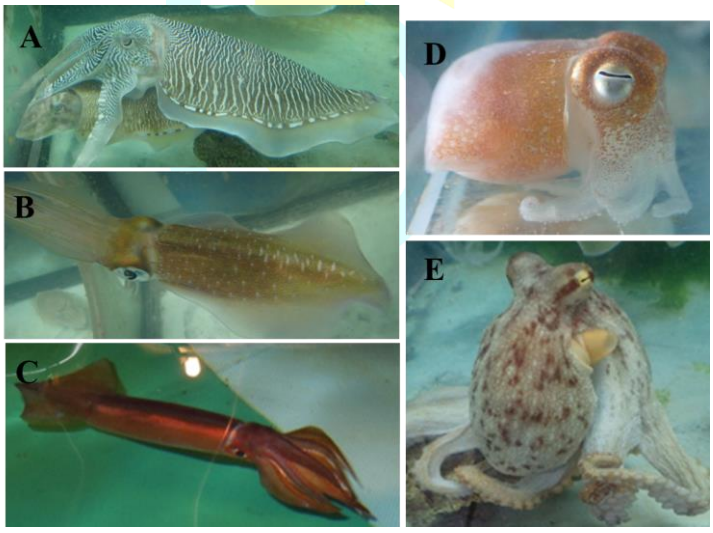

圖 1.

A 虎斑烏賊（Sepia pharaonis）

B 萊氏擬烏賊（Sepioteuthis lessoniana）

C 太平洋魷（Todarodes pacificus）

D 寇氏耳烏賊（Sepiadarium kochii）

E 中華蛸（Octopus sinensis）

章魚的雌雄可由外觀形態來辨識（圖 2），雄性右邊第三隻腕末端不具吸盤（又稱為舌葉，ligula）、會特化成交接腕（莖化腕，hectocotylized arm），不同種章魚的舌葉型態都有所不同（圖 3），也是傳統形態分類的依據之一。雄性烏賊及管鮹類則是左邊第四腕特化成莖化腕，部分烏賊及管鮹的雌雄個體會有不同體色花紋，在交配繁殖季、尤其是與雌烏賊配對伴游時更為明顯，例如虎斑烏賊正因其雄性個體在繁殖季時猶如老虎斑紋的深咖啡體色及白色橫紋而得名（圖 1A）。

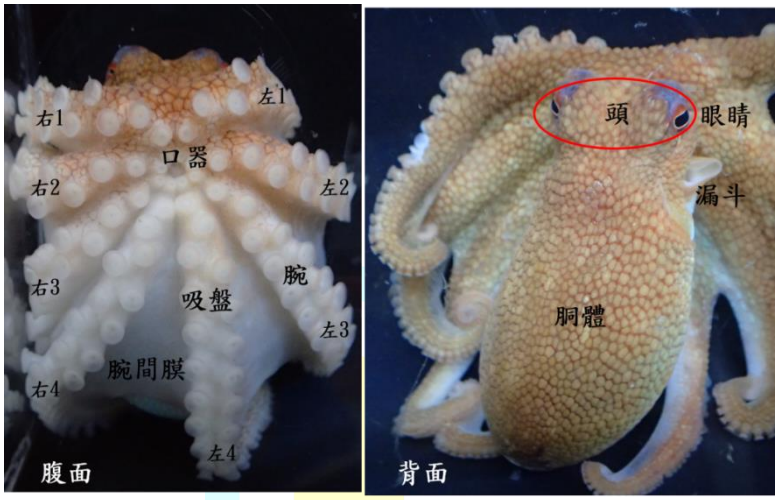

圖 2. 章魚外觀形態及各部位名稱

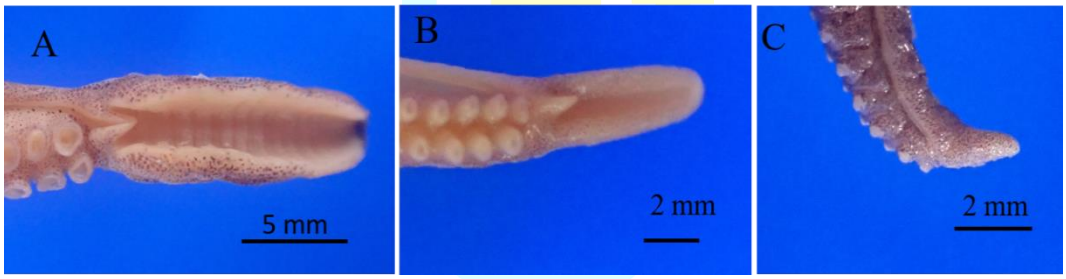

圖 3. 雄性章魚右側第三腕末端外觀形態

A 澎湖章魚（Octopus minor）

B 鹿耳島蛸（Amphioctopus kagoshimensis）

C 斷腕蛸（Abdopus sp.）

頭足類生物具有擬態的能力，以章魚為例，其皮膚存在為數眾多、具有不同顏色（紅、黃、橙、棕或黑）色素顆粒的色素囊器官（圖 4）。色素囊器官是個非常精緻且複雜的構造，包括一個能收縮及擴張的色素囊袋細胞，它的細胞膜外還有由鞘細胞（sheath cells）構築的一層精緻皺褶，以應付色素囊袋收縮及擴張時的容積變化；而色素囊袋的收縮及擴張則靠連結在其外圍的許多輻射肌肉控制。這些輻射肌肉由直接連到腦部、並有神經膠細胞包覆的神經所控制。當肌肉收縮時，色素囊袋擴張、使該色素囊的顏色變得明顯可見；反之，當肌肉鬆弛時，色素囊袋縮小、其顏色也變得不明顯。除了上述因

所含的色素顆粒（化學性成分）不同而有不同顏色的色素囊器官外，章魚的皮膚中還有一些稱為反射體細胞（reflector cells）（圖 4，5A）及白色體細胞（leucophores）（圖 4，5B）的結構特性元件；前者主要反射藍光及綠光，後者則反射所有環境光線。白色體細胞內含有許多蛋白質成分的紡錘型構造物；反射體細胞則具有成千個從細胞本體向外突出的反射體構造，每個反射體內有蛋白質成分且規則排列的反射薄板(圖5A)，其構造就像是物理光學的光柵（grating）、四分之一波片（quarter-wave plate）或是薄膜干涉（thin-film interference）等裝置。除此之外，在烏賊及管魷類（包含開眼及閉眼魷目）的皮膚中還有一種會呈現粉紅色或銀色的虹彩體（iridophores）構造。上述皮膚組織中複雜精細的化學性及結構性組成，是使章魚、烏賊及管魷擁有可瞬息千變萬化的體色不可或缺的構造。

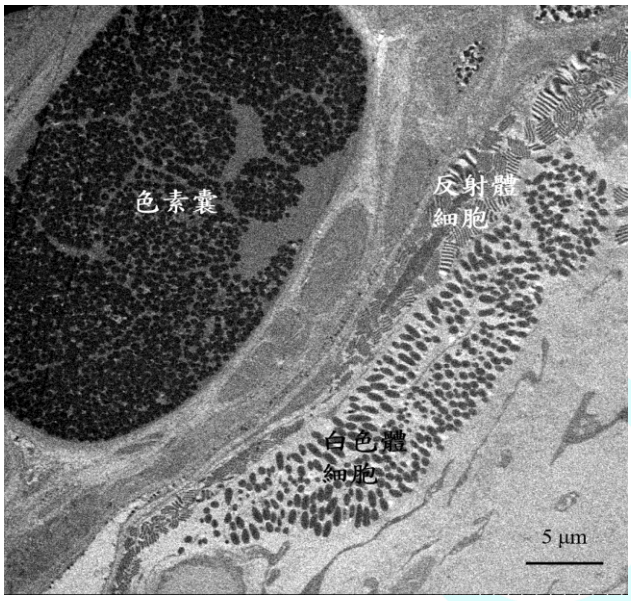

圖 4. 章魚皮膚色素囊器官、反射體細胞及白色體細胞在穿透式電子顯微鏡下的超顯微結構

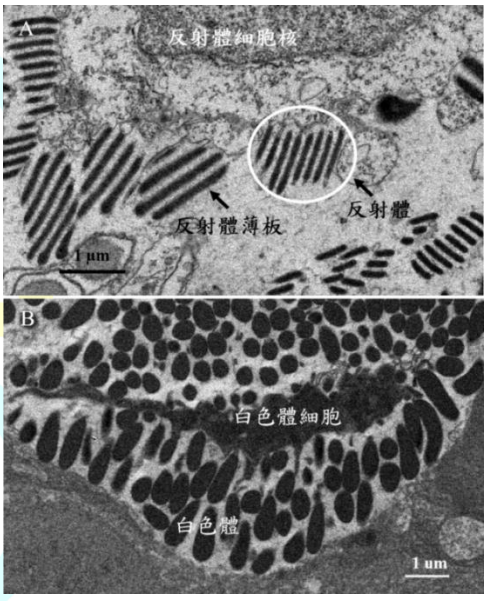

圖 5. 章魚皮膚中反射體與白色體在穿透式電子顯微鏡下的超顯微結構

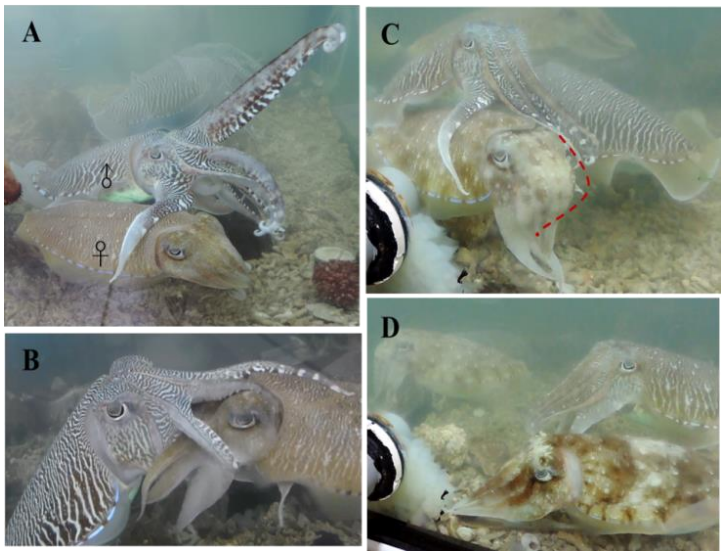

圖 6. 虎斑烏賊生殖行為
A 雄性伴游配對的雌性
B 頭對頭交配
C 母烏賊排卵中
D 產卵

這些頭足類生物絕頂聰明，可惜壽命很短、一般大約只有 1-2 年左右，但牠們成長快速，且各自發展出獨特的生殖策略（reproductive strategy）。例如臺灣海域的虎斑烏賊，在每年的中秋節（約十月份）後雄性烏賊會開始找尋雌性烏賊配對，一般較大體型的雄性烏賊會伴游配對的雌性烏賊（圖 6A），並以頭對頭的方式進行交配（圖 6B）：雄烏賊會將精蟲莢（spermatophores）放在雌烏賊口器周圍的膜內，在交配後的幾小時內，雌烏賊會開始產卵。雌烏賊體內具有成對的纏卵腺（nidamental glands）與副纏卵腺（accessory nidamental glands）兩種腺體（圖 7），前者會分泌膠狀物質來包覆受精卵，後者則有許多細菌共生其內；母烏賊產卵時，會將腕下彎（圖 6C），形成像我們的手掌握拳狀、在腕包覆著漏斗及頭部口器處形成一個空腔，母烏賊將卵經由漏斗排入這個空腔後，會從先前交配所存放的精蟲莢釋放出精子，進行體外受精；此時纏卵腺在分泌膠質的同時會將共生菌（包含有弧菌、球菌及桿菌）一併帶入並包覆受精卵形成卵殼，這些共生菌能為在開放海域環境中、沒有親代照護的烏賊卵提供些許的保護作用。母烏賊產卵時，會先用漏斗強力地噴水、清理欲附卵的基質，再利用腕將卵黏附上去；烏賊卵粒約葡萄大小，一般為白色（圖 8C），但也有例外，如歐洲烏賊及日本無針烏賊，母烏賊在產卵時還會注入墨汁，所以其產出的卵是黑色的。而不管在自然海域環境或是人工蓄養環境，研究觀察都發現雄性虎斑烏賊有精子競爭行為（sperm competition），當體型較大的雄烏賊們在打鬥、爭奪與雌烏賊配對時（圖 9B 及 C），體型較小的雄烏賊（sneaker male）會趁虛而入與雌烏賊交配（圖 9D）。

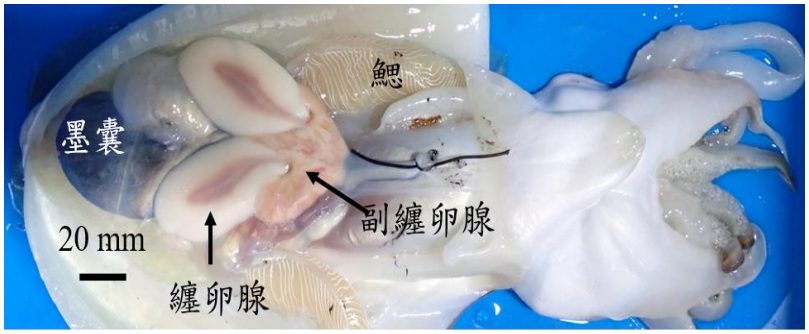

圖 7. 成熟雌性虎斑烏賊解剖構造

圖 8. 頭足類卵形態
A 章魚卵；B 萊氏擬烏賊卵
C 虎斑烏賊卵；D 貝瑞氏四盤耳烏賊卵

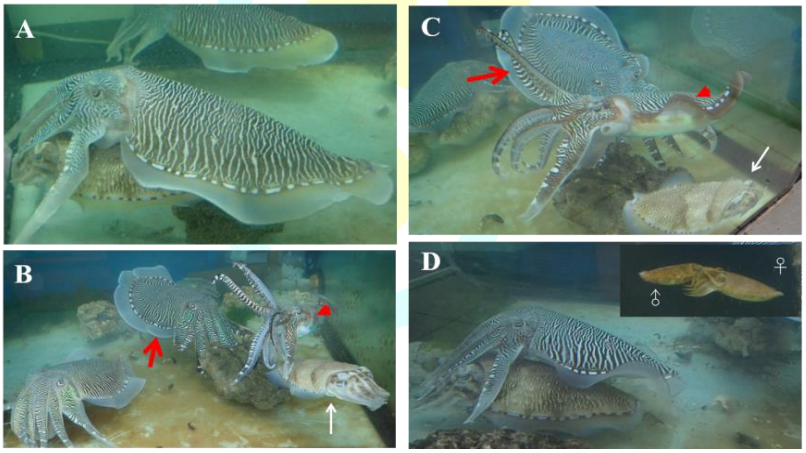

圖 9. 虎斑烏賊精子競爭行為
A 大體型雄烏賊伴游配對的雌烏賊； B 及 C 大體型雄烏賊間（紅箭頭）競爭打架搶奪雌烏賊（白箭頭）； D 小體型雄烏賊趁虛伺機與雌烏賊交配。

管鮹類交配除像烏賊採頭對頭的方式外，配對的雌雄管鮹也會平行游泳並交配。管鮹也具有纏卵腺與副纏卵腺體，且親代也沒有護卵行為，有些管鮹類會在同一個產卵場群聚產卵，不同種類管鮹產的卵團樣式也很多樣化，例如萊氏擬烏賊的卵串像長條豆莢、包含 4-8 顆卵（圖 8B），其他槍鮹類的一個卵串（團）則可能包含數百顆以上的受精卵，而耳烏賊的卵則為單顆卵形，每顆卵大約只有 3-4 mm （圖 8D）。

章魚的生殖策略與烏賊及管魷不同。一般雄性章魚體型很小就達性成熟，同時期的雌章魚卵巢內卵細胞幾乎都還未發育成熟，但雄章魚會先跟雌章魚交配。精蟲莢被放入雌章魚體內的輸卵管後，精子會被貯存於輸卵管腺體（oviducal glands）內；待好幾個月後，當卵細胞成熟、排卵時再受精，所以章魚是體內受精。由於雌章魚並不像烏賊及管魷類具有纏卵腺與副纏卵腺，所以產下的卵不像烏賊卵及管魷卵串具有有保護作用的卵殼；母章魚產卵時，將卵粒從漏斗產出，並利用口器周圍的吸盤將卵編織成穗狀，卵穗會黏附於適當基質（圖 8A），如礁石上或由母章魚自己抱著。母章魚在產卵後會守護著卵，並用漏斗產生的水流及腕上的吸盤不斷清潔卵粒直到小章魚寶寶孵化，這期間母章魚幾乎不進食，所以當小章魚孵化後，母章魚也到達生命的終點。

在澎湖地區，許多海岸的潮間帶面積廣闊，退潮後，居民會徒步前往撿拾螺貝類及甲殼類來食用（圖 10A），尤其是晚上帶著頭燈出海採捉，當地稱為「照海」（圖 10B）。每年從元宵節至媽祖生日（農曆 3 月 23 日），在適當的潮汐時間、情況下，照海捕捉澎湖章魚（*Octopus minor,* 長蛸）是地方居民的盛事；但隨著每年捕獲量遞減，目前一公斤澎湖章魚可喊價至 2000 元的天價（平常章魚價格約在每公斤 100-200 元間）。澎湖在地人只稱呼澎湖章魚為「章魚」，其他體型較小的章魚物種被稱為「石拒」，而體型較大的章魚物種被統稱為「土婆」；會自動斷腕的章魚，被稱為「爛腳仔」，另外「猴拈仔」則用來稱呼全長只有約 7-8 公分左右的小小章魚物種。澎湖章魚正式學名為 *O. minor*，原先被認為是澎湖特有種，但其實廣泛分布於中國大陸沿海，日本、韓國及臺灣，以往由於國際間的學術交流不似現在網路資訊科技發達下全球無國界，加上頭足類物種活體時體色千變萬化，但經福馬林固定後、就通通失去色彩，傳統形態分類上很容易誤判，而現在藉由分子生物的技術，許多章魚物種都被重新描述、分類。

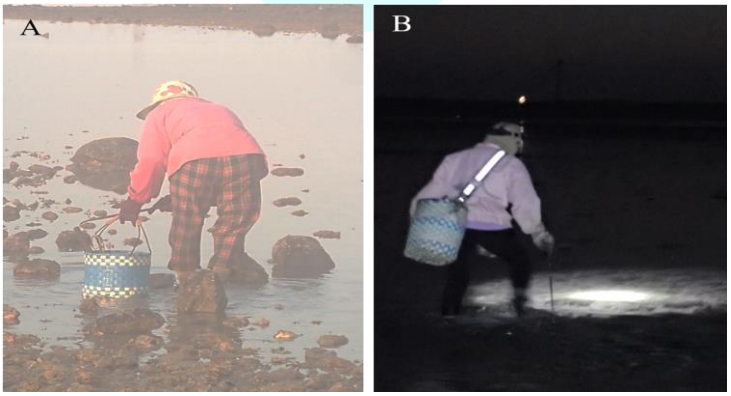

圖 10. 澎湖民眾在退潮時間常做的活動

A 婦人在潮間帶撿拾螺貝類

B 夜間帶著頭燈到潮間帶撿拾各類海洋生物稱為「照海」

澎湖章魚是目前全國唯一受法令保護的頭足類動物，澎湖縣政府訂定每年從 3 月 29 日至 4 月 12 日（清明節前後各一週）為禁止採捕期，但截至今日，漁民反應捕獲量仍是每況愈下。雖然目前對澎湖章魚的生活史仍不清楚，但能捕獲澎湖章魚的海域都在潮間帶珊瑚礁區週緣；而民國 78 年間韋恩颱風重創澎湖、將澎湖北邊潮間帶海域的珊瑚礁破壞殆盡，可能連帶影響澎湖章魚的生存繁衍；加上它是屬於孕卵數只有數十粒的大卵形（卵的長徑大於背部胴體長的 6%）物種，不像小卵型物種孕卵數達上萬粒，嚴峻的生存環境加上人為的大肆採捕，資源量當然減少。根據前述提及章魚的生殖策略，筆者建議應於訂定的禁採期之後，持續禁採雌性章魚，藉以增加資源量。

人類不斷地從頭足類身上學習、創造出許多改善生活或提供休閒娛樂趣味的產品：頭足類的擬態能力或許啟發了人們發想出電影動畫中「隱身與無形」的特技及其他能使物體隱形、融入背景的科技，除此之外，科學家們也正在開發模仿章魚腕的柔軟機器手臂。那，你想到了什麼新點子呢？

李孟芳

國立澎湖科技大學水產養殖系副教授

參考文獻

[1] 盧重成、鍾文松（2017）。臺灣產頭足類動物圖鑑。國立自然科學博物館。

[2] Lee, M.F., Lin, C.Y., Chiao, C.C. Lu, C.C. （2016）. Reproductive behavior and embryonic development of the pharaoh cuttlefish, *Sepia pharaonis*（Cephalopoda: Sepiidae）. Zool. Stud. 55:41.

[3] Huang, J.D., Lee, S.Y., Ching, T.Y., Lu, C.C., Lee, M.F.（ 2018）. Morphology of accessory glands in female *Sepia pharaonis*（Cephalopoda: Sepiidae）sheds light on egg encapsulation in cuttlefish. J. Morph. 279（8）:1120-1131 DOI:10.1002／jmor.20835.

附表

常見頭足類物種形態辨識特徵及市場常用之地方俗名

中文學術名 及相關物種	英文總稱名	華語區各地俗名	主要的形態辨識特徵
烏賊 虎斑烏賊（圖 1A） 白斑烏賊 擬目烏賊等	Cuttlefishes	花枝、墨魚、目賊仔	a.　8 腕+2 觸手（觸手可收回拉入眼下囊袋收藏）。 b. 殼（背板）發達，呈白色，碳酸鈣成分。 c. 鰭窄，位於胴體兩側，幾乎與胴體等長。
管魷-閉眼 劍尖槍魷 中國槍魷 杜氏槍魷 萊氏擬烏賊（圖 1B）等	Squids	透抽、鎖管、小卷、中卷、砲管、軟絲仔	a. 8 腕+2 觸手（觸手可收縮，但無眼下囊袋，無法收藏） b. 殼（背板）呈透明的幾丁質。 c. 眼睛外覆蓋透明角質。 d. 輸卵管呈單一條，口唇有吸盤，腕無鉤。
管魷-開眼 太平洋魷（圖 1C） 巴氏柔魚等	Squids	魷魚、柔魚	a.　8 腕+2 觸手（觸手可收縮，但無眼下囊袋，無法收藏） b. 殼（背板）呈透明的幾丁質。 c. 眼睛水晶體直接與海水接觸。 d. 輸卵管成對，口唇無吸盤，許多種類腕具有鉤。
耳烏賊 貝瑞氏四盤耳烏賊 寇氏擬耳烏賊（圖 1D）等	Bobtail squids	目斗仔	a. 8 腕+2 觸手（觸手可收回拉入囊袋）。 b. 殼為幾丁質（退化或不發育）。 c. 鰭寬圓，位在胴體中間兩側。
章魚（蛸） 中華蛸（圖 1E） 鹿耳島蛸 條紋蛸等	Octopuses	ta-ko、石拒、八爪魚、望潮	a. 8 腕。 b. 殼退化成細小幾丁質桿狀或完全沒有。