

全球地蟹科陸蟹之簡介

Introduction of the Gecarcinid Land Crabs of the World

施習德 國立中興大學生命科學系

Hsi-Te Shih Department of Life Science, National Chung Hsing University

陸蟹(land crabs)是棲息在海岸、溪流等處的螃蟹之通稱，稱為陸蟹，則有和海蟹(marine crabs)區別之意味存在。一般食用蟹類多半藉由捕撈或養殖方式出現在餐桌上，例如紅蟳、蟻仔、大閘蟹等，但不易體會其自然情況下的行為與其生存的環境，因此人們認識蟹類行為生態的方式，多半是經由陸蟹的觀察。

關於陸蟹的科學定義，不同學者有各自的見解，狹義的陸蟹指的是地蟹科(Gecarcinidae)的成員，即地蟹類(gecarcinids)；也有人曾定義為「活動不受潮汐影響的蟹類」。在「陸蟹生物學」(Burggren & McMahon, 1988. *Biology of the Land Crabs*)一書中的定義，是公認較具權威的，本書同時也將其餘「蟹型」的異尾蟹類(例如寄居蟹、瓷蟹等)也涵蓋在廣義的蟹類範圍內。其定義為「在離開水域後，仍表現出明顯的行為、形態、生理或生化之適應，並維持一定程度的活動」，強調的是「活動」，而不僅是「存活」。根據陸化的程度，由依賴水到高度陸化，大致可分為T1~T5五個等級；其中T1與T3均包含海岸蟹類與淡水蟹類、T2專指潮間帶蟹類、T4是陸化程度最高的海蟹、T5則是陸化程度最高的淡水蟹。

地蟹科蟹類是最狹義的陸蟹，通常出現在不同乾燥程度的陸域環境，多數種類的體型巨大，行動遲緩，包含了T3與T4兩種不同的陸化程度。前者在陸地上活躍，但須時常進入洞穴中，以便補充水分，例如圓軸蟹(*Cardisoma*)與圓盤蟹(*Discoplax*)；後者習性與前者類似，但無須經常潤濕身體，可由環境與

食物中獲得水分，例如地蟹屬(*Gecarcinus*)、仿地蟹(*Gecarcoidea*)、強蓋蟹(*Johngarthia*)。T4的地蟹類，由於較耐乾旱，有的種類反而只在白天活動(例如聖誕仿地蟹)；或是白天的活動力強(例如側身地蟹)；或是日夜都能活動，白天則處於有植被遮蔭處(例如扁平強蓋蟹)。

地蟹類的背甲側面腫脹，以便容納特化的呼吸器官，第三顎足外肢不具鞭或僅有退化的鞭，步足基部具剛毛叢以利吸收水分，除此之外，並沒有獨特的形態可與其他蟹類區別。個體大小一般為中到大型，有的甲寬甚至可超過十公分，但也有小型的種類。

由於地蟹類是熱帶和亞熱帶海濱常見的物種，加上體型多半巨大，因此很早就引起博物學家的注意而加以描述，由本文所列的各種類命名年代可看出，大部分物種在19世紀以前就已經發現。近年來的新種或是新復活種，多有賴分子生物的證據加以支持，例如筆者參與協助的天藍圓盤蟹與休氏仿地蟹。

依據黃麒麟等人(Ng et al., 2008)所整理有關全球螃蟹的分類系統，加上近來所發表的新物種，目前地蟹科包含6個屬、22個種，由形態與習性等特徵，大致上可以分為3大群。(1)地蟹群(地蟹屬、仿地蟹屬、強蓋蟹屬)：體型巨大，陸化等級最高(T4)；(2)圓軸蟹群(圓軸蟹屬、圓盤蟹屬)：體型巨大，陸化次高(T3)；(3)表方蟹群(表方蟹屬)：體型小，棲地高潮線附近，有時出沒於海岸林，陸化程度估計介於T3與T4之間。



圖1 武裝圓軸蟹 (*Cardisoma armatum*)，僅分布於西非，甲寬最大可達 17 公分，是最大型的地蟹類。(O. Mengedoht 攝)

在生物地理上，除了圓軸蟹屬可分布至全球各大洋之外，其餘的屬均有不同的地理區。印度—西太平洋特有屬包括圓盤蟹、表方蟹、仿地蟹，加上圓軸蟹屬 1 種，共有 11 種。美洲東西側與西非則有地蟹屬與強蓋蟹屬，加上圓軸蟹 3 種，也有 11 種。因此在物種多樣性方面，兩大地理區是相當的。本文完整介紹了全球地蟹科的所有種類，包括其分布、體色、生態等自然史。主要的參考文獻包括前述的「陸蟹生物學」與「世界挖洞陸蟹的簡介，與其節肢動物共生物和洞穴相關生物」(Bright & Hogue, 1972. A synopsis of the burrowing land crabs of the world and list of their arthropod symbionts and burrow associates)一文。此外也提供所有種類的生態照片，相信讀者們對於這一群在生態上極度陸化的蟹類將會有更深入的瞭解。

文中部分照片有賴國外學者慨允借用，包括新加坡 Arthur Anker、Peter K. L. Ng、Heok Hui Tan、英國 Richard Hartnoll、哥倫比亞 Mateo López-Victoria、德國 Oliver Mengedoht、哥斯大黎加 Michel Montoya、Michell Pascal、美國 Gustav Paulay，在此一併致謝。

Cardisoma Latreille, 1828

圓軸蟹屬

目前包含 4 種，廣泛分布於大西洋、太平洋、印度洋的海岸溼地，是地蟹科中唯一全球性分布的屬。不同物種有特定的分布範圍：印度—西太平洋為兇狠圓軸蟹；美洲西側為厚重圓軸蟹；美洲東側為關氏圓軸蟹；非洲西岸則為武裝圓軸蟹。其種化的原因，一般都同意是板塊運動形成地理隔離所造成的，這些地理障礙包括非洲大陸與美洲大陸。

圓軸蟹屬的體型巨大，多在植被遮蔭下方挖洞穴居，洞底有水，陸化等級為T3，耐旱程度並非最高，因此多是夜行性。屬名原義為「心形的身體」，用於形容其背甲形狀。

1. *Cardisoma armatum* Herklots, 1851

武裝圓軸蟹

武裝圓軸蟹(圖1)是巨型的地蟹類，甲寬達11公分，曾有17.5公分的報導，是目前地蟹類體型最大的紀錄。種名原義為「武裝的」，因此中文名為武裝圓軸蟹。年輕與剛脫殼的個體為紫蘿蘭色，大螯尖端與步足亮紅色；老個體或接近脫殼者為污黃色，背甲偶有紅點。

廣泛分布於西非洲一帶，從塞內加爾(Senegal)往南延伸到安哥拉(Angola)。棲息在高潮線的潮溼砂質區域，也包括紅樹林、河口、房屋下方、有水源的開墾地，較大型島嶼的內陸區域也有。夜行性，常

離洞很遠，覓食海岸植物果實、死魚、或啃食植物，屬雜食性。洞深可達1.7公尺深。西非當地人常以陷阱捕捉，加以食用。

2. *Cardisoma carnifex* (Herbst, 1796)

兇狠圓軸蟹

兇狠圓軸蟹(圖2)屬於大型蟹類，甲寬可達12公分，是我國陸地上最大型的螃蟹。種名原義為「屠夫、劊子手」，推測原義是形容其略帶血紅色的大螯足，像是砍肉或行刑的大刀；中文命名則加以延伸，認為其習性兇狠，然而此蟹平時行動緩慢，也少用大螯攻擊敵人。背甲呈淺褐色，年輕個體較偏紫紅色。眼睛灰褐色；螯足指節偏黃，步足指節橙黃色。

廣泛分布於印度—西太平洋一帶，最西達東非與紅海，最東達波里尼西亞，在東南亞與東亞是常見的物種。在臺灣西海岸，以及澎湖、綠島、東沙



圖2 兇狠圓軸蟹(*Cardisoma carnifex*)，廣泛分布於印度-西太平洋，是臺灣最常見的地蟹類。圖為產於澳屬科科斯(基林)島的個體。



圖3 厚重圓軸蟹(*Cardisoma crassum*)，廣泛分布於美洲西側。(A. Anker 攝於巴拿馬)

島等離島都可發現到，東沙島由於人為干擾少，其族群數量相當穩定。常棲息在海岸、河口潮上帶、海岸林、土堤、魚塭岸、灌叢下方等處。挖洞穴居，洞深曾有1.5公尺的紀錄，也常將挖洞或清理洞穴所挖出的土團堆積於洞口上，形成煙囪或高塔形狀，最高甚至可達75公分。東非阿爾達布拉(Aldabra)島的調查，密度為每平方公尺0.4隻，而大洋洲加羅林(Caroline)島與印尼蘇門答臘的密度調查則為1.0~1.2隻。生殖季大約在夏秋兩季，抱卵雌蟹會在大潮夜晚的高潮時，集體遷移至海邊釋放幼體。

3. *Cardisoma crassum* Smith, 1870

厚重圓軸蟹

厚重圓軸蟹(圖3)的甲寬可達13公分。種名原義為「厚重的」，命名者指的是其背甲側面較關氏圓軸蟹更加隆起。體色深藍；步足指節紅色；大螯黃或污白色；腹面乳白色。

廣泛分布於美洲西側，從墨西哥延伸到秘魯。地理分布上，厚重圓軸蟹與關氏圓軸蟹分別在美洲的西側與東側，親緣關係十分接近，推測與中美洲巴拿馬地峽隆起所造成地理隔離有關。一般住在近岸含鹽分的低地，棲地常被水淹；包括開闊的空曠地，紅樹林邊緣，路邊或籬笆旁，溪流邊、房屋下方，農耕地。乾季時，成蟹常用泥塊封住洞口以保留洞內水分，但封洞也可能與脫殼有關。



圖4 關氏圓軸蟹(*Cardisoma guanhum*)，廣泛分布於美洲東側。(A. Anker 攝於巴拿馬)

4. *Cardisoma guanhum* Latreille, 1828

關氏圓軸蟹

關氏圓軸蟹(圖4)的最大甲寬可達13公分。種名取自人名「Guanhum」。年輕個體背甲深紫色，大型個體多轉成藍灰色；步足深紫；大螯污白。不同族群有不同的體色變異，可能與棲地的土質有關。

廣泛分布於美洲東側，包括加勒比海一帶，往南延伸到巴西的南端。棲所多在有鹹水的周遭數百公尺處，包括空曠野地、紅樹林區域周邊、河邊、森林、甚至房屋下方。成體會大量群聚在土質鬆軟、但仍適合挖洞之處，通常是空曠無遮蔭的。根據南佛羅里達、委內瑞拉、巴哈馬的研究，密度約每平方公尺0.8~1.8隻，巴哈馬群島的調查也有1.0隻的紀錄。生殖季時，棲息於潮上帶或高潮間帶的族群，分別會在每月或每半個月時，集體遷移至海濱釋幼。原因在於潮上帶的族群是根據月亮盈虧來達到同步生殖，而高潮間帶族群的釋幼則是根據潮汐漲幅，並非根據月亮的盈虧。

Discoplax A. Milne-Edwards, 1867

圓盤蟹屬

原本此屬歸類於圓軸蟹屬，後經學者確認其具有獨特的形態，因此採用舊有的屬名圓盤蟹，並獲得分子生物的證據支持。此屬分布於印度洋—西太平



圖5 天藍圓盤蟹 (*Discoplax celeste*)，僅分布於印度洋東側的聖誕島，棲息於島內陸溪流處，族群量不大。



圖6 纖足圓盤蟹 (*Discoplax gracilipes*)，目前僅發現於菲律賓中部的洞窟內，相關生態資料並不多。(P. Ng 攝於菲律賓 Panglao 島)

洋；目前包括5種，另有1種產於東印度洋的種類，目前正在描述中，若發表後，將成為地蟹科中多樣性最高的一個屬。屬名原義為「圓盤狀的身體」，乃形容其背甲樣貌。

5. *Discoplax celeste* Ng & Davie, 2012

天藍圓盤蟹

天藍圓盤蟹(圖5)是最近才命名的新種地蟹類，體型較一般的毛足圓盤蟹為大，許多個體的甲寬均超過10公分，最大紀錄可達16公分。種名原意為「天空的、天藍色的」，乃形容其獨特的體色。未成熟個體為棕色或紫棕色，大螯黃或橙色；但甲寬超過4.5公分後，開始性成熟，此時背甲多為天藍色，大螯淡色。

澳屬聖誕島(Christmas Island)位於印度洋東側，島上棲息著毛足圓盤蟹，但其體色呈現十分獨特的天藍色，原本認為只是顏色特殊的一個族群。然而經由形態的比對，以及筆者協助以分子遺傳證據加以確認，最近才由新加坡黃麒麟(P. Ng)與澳洲大衛(Peter Davie)共同發表為天藍圓盤蟹新種。目前僅產於聖誕島，成為島上的特有種。

其棲地較為特殊，通常需要淡水，因此常棲息在聖誕島的溪流或湧泉附近，因此族群分布受到侷限。由於在水邊挖洞，洞穴並不深，最多達50公

分，洞口常有泥團堆積。每年的生殖季節，也會遷移到海邊釋放幼體，但由於數量少且棲地接近海邊，比起浩大的聖誕仿地蟹隊伍，釋幼行為通常較難被發現到。與其餘地蟹類不同，大眼幼體必須沿著溪流上溯，一直到內陸的淡水溼地。在保育方面，早期當地人會捕捉食用，目前已受到保護，然而近年來稚蟹的數量仍變少，逐漸呈現老齡化的趨勢。

6. *Discoplax gracilipes* Ng & Guinot, 2001

纖足圓盤蟹

纖足圓盤蟹(圖6)是在菲律賓島嶼的洞窟內所發現的，與長足圓盤蟹相似，都具有細長的步足，種名意即「纖細的步足」。甲寬達6公分，但所採集到的個體並不多。形態上與長足圓盤蟹相似，但具有較平滑的背甲和步足，步足也更加細長。成蟹、幼蟹的體色也接近長足圓盤蟹。

目前僅發現於菲律賓中部一帶，棲息於洞窟內。根據黃麒麟(P. Ng)的研究，洞窟距海可達100公尺之遠，洞內積水處常見大量幼蟹聚集。夜晚覓食時可能在洞窟開口附近，甚至遠離洞窟。未曾發現過抱卵雌蟹，但當地人描述在十月份見過抱卵雌蟹走過沙灘到海邊釋幼。棲地可同時發現毛足圓盤蟹、圓形圓盤蟹、拉氏仿地蟹。當地人

會捕抓當作食物，特別是雨季風浪大時，由於無法出海捕魚，漁民轉而捕捉在洞窟外面覓食的個體。其餘相關的生物學資料並不多。

7. *Discoplax hirtipes* Dana, 1852)

毛足圓盤蟹

毛足圓盤蟹(圖7)一般甲寬可達8~9公分，但有超過11公分的紀錄。種名意思為「毛狀的步足」。背甲顏色變異大，由褐色至黑色均有；眼睛黑色；大螯顏色較背甲淡許多。

分布於西太平洋，大洋洲一帶；臺灣本島與離島均可發現到，甚至東沙島也有少量個體。常棲息在海岸灌叢、海岸林、草澤、岩礁等環境，通常在海岸後方的區域挖洞穴居。稚蟹較常出現在淡水區域，長大後才移至其他棲所；在南臺灣的生殖季為六至十月的雨季，多數雌蟹一年生殖一次。

8. *Discoplax longipes* A. Milne-Edwards, 1867

長足圓盤蟹

長足圓盤蟹(圖8)是最早發現的「長腳地蟹」，種名即為「細長的步足」。甲寬可達7公分。成體紫褐色，全身顏色較一致；年輕個體的紫色區域較淡，體色較亮麗，且步足末半部帶黃。



圖8 長足圓盤蟹(*Discoplax longipes*)，分布於大洋洲一帶的洞窟內，習性隱密。(G. Paulay 攝於關島)



圖7 毛足圓盤蟹(*Discoplax hirtipes*)，廣泛分布於西太平洋，臺灣本島與離島均可發現到。攝於高雄國立中山大學。

屬於大洋性的種類，分布於大洋洲一帶，最西達關島，最東達波里尼西亞。棲息於特殊的石灰質洞窟環境，此類棲地不容易接近，未來可能還有更多的發現。根據黃麒麟(P. Ng)的研究，其棲息的洞窟相當隔離，離海邊有數十到數百公尺之遠，未發現到與海有直接的連通。與一般陸蟹相同，此蟹也會前往海邊釋放幼體，但是否有集體生殖遷移目前並不清楚。

此蟹喜好水，常發現許多個體浸泡於水中，有時達2公尺深。在洞窟中，此蟹常躲藏於深裂縫內，未發現到牠們會挖掘永久性洞穴，但會將縫隙中的土挖出，並形成一個躲藏處；在紐埃(Niue)島，曾在白天出現在洞窟外的深裂縫中；夜晚也可能離開洞窟，在洞外覓食。此蟹雖住在洞窟內，但並非盲眼，與一般地蟹類對光的反應相同，眼睛與同屬蟹類相似，並沒有退化。儘管如此，此蟹仍舊喜好棲息於洞窟內。此蟹會刮食長在水邊的藍綠藻(藍菌)，檢視其糞便，證實此為其主要的食物；也會食用動植物屍體或碎屑。

此蟹基本上為獨行，若兩隻以上困在小空間中，則會打鬥。移動時，主要使用第一、第四較短的步足，較長的第二、第三步足通常抬高不接觸地面，推測此兩對步足是在黑暗中用來試探環境的。在洞窟中，平時此蟹的移動緩慢，但受到干擾時，則會使用八隻腳快速逃開，因此採集相當困難。此蟹常以倒立姿勢攀爬在洞窟中，特別是年幼個體也以此姿勢覓食，同時維持正常的移動速度。

9. *Discoplax rotunda* (Quoy & Gaimard, 1824)

圓形圓盤蟹

圓形圓盤蟹(圖9)的體型並不大，甲寬通常不會超過8公分，背甲膨脹程度不高，呈圓盤狀，拉丁種名即為「圓形的」意思。體色包括全黑、暗紫色、紫棕色，通常背甲中央有兩個白色斑點。



圖9 圓形圓盤蟹(*Discoplax rotunda*)，廣泛分布於整個印度洋與西太平洋，體型中等，臺灣本島與離島均有紀錄。圖為產於科科斯(基林)島的個體。

分布範圍廣，從印度洋的模里西斯到大洋洲的波里尼西亞均有紀錄，臺灣與琉球群島也有分布。棲地通常在海岸線以上的濃密植被處，挖掘淺洞，或躲藏於植被碎屑下。容易受到驚嚇，一般並不容易發現到。

Epigrapsus Heller, 1862

表方蟹屬

表方蟹屬於小型地蟹類，成員比其他屬的地蟹類小很多。棲息於海濱高潮線的石塊或漂流木下方，有的個體會出現在較內陸的海岸林，因此陸化程度介於最高與次高之間。屬名字首為「表面、上面」之意，字根為「方蟹」，因此命名為「表方蟹」。

本屬目前共有3種的紀錄，但近年來所發表的絨毛表方蟹(*Epigrapsus villosus* Ng, 2002)，乃基於採自關島的單一標本所描述的，可能為顯著表方蟹的小型個體，在此暫不加以介紹。

10. *Epigrapsus notatus* Heller, 1865)

顯著表方蟹

顯著表方蟹(圖10)的體型小，甲寬可達3.5公分。種名意為「顯著的」，推測是原作者形容其鮮明且具光澤的背甲與大螯。不同個體的形態變化大，例如小個體前側緣具2~3齒，大個體僅剩1齒。成體



圖10 顯著表方蟹(*Epigrapsus notatus*)，主要分布在西太平洋，東印度洋也有，臺灣於多處都有紀錄，屬小型地蟹類。攝於墾丁香蕉灣海岸林。

全身深藍紫，大螯橙黃；年輕個體背甲灰白，具帶藍褐的斑塊或紋路，大螯淡黃色。

分布範圍以西太平洋為主，東印度洋也有紀錄。臺灣於恆春半島、小琉球、蘭嶼、綠島、東沙島等地均有發現。常在珊瑚礁地區的海岸林石塊下方挖洞棲息，有時可在海灘漂流木下方發現。夜行性，生性隱密，很少在地表活動，僅在雨後較容易發現外出覓食，但並不遠離洞穴，少數個體可出現在遠離海濱約1公里處。

11. *Epigrapsus politus* Heller, 1862

光滑表方蟹

光滑表方蟹(圖11)的甲寬僅達2.5公分，是地蟹科中體型最小的種類。種名為「光滑、光澤」的意思，形容其光亮平滑的背甲。與顯著表方蟹類似，大小個體有不同的形態變化，小個體的前側緣具1弱齒，



圖11 光滑表方蟹(*Epigrapsus politus*)，分布較前種更廣泛，可達大溪地一帶，是臺灣最晚發現的地蟹類，體型為地蟹科中最小的。攝於東沙島。

大個體則無齒。背甲為均勻的土黃色；大螯淡色；步足紫色或紅色；年輕個體多半較為斑駁。

廣泛分布於印度—西太平洋，最西為東印度洋的蘇門答臘，最東達大洋洲的波里尼西亞大溪地。臺灣在恆春半島、綠島、東沙島等地均有紀錄。常大量棲息於沙灘高潮處的漂流木、石塊等物體下方，也

常和完整圓方蟹、肥胖後相手蟹住在一起。遇到危險常有裝死的行為，可長期維持僵硬不動的姿勢。

Gecarcinus Leach, 1814

地蟹屬

地蟹屬(*Gecarcinus*)是地蟹科中最早命名的屬，屬名原義為「陸地的螃蟹」，後來部分形態類似的屬名，也以此為字根加以變化，例如另一地蟹科成員的仿地蟹屬(*Gecarcoidea*)；棲息在溪流附近的陸封型淡水蟹也曾以此為字根，例如擬地蟹屬(*Gecarcinicus*)，其所屬的擬地蟹科(*Gecarcinucidae*)，就包含了臺灣特有的淡水蟹—臺灣束腰蟹(*Somanniathelphusa taiwanensis*)。

地蟹屬屬於具有最高度陸化的類群，分布於美洲東西兩側，目前共有3種。

12. *Gecarcinus lateralis* (Fréminville, 1835)

側身地蟹

側身地蟹(圖12)屬於中型地蟹類，甲寬一般僅達6.5公分。種名為「側面、側偏」之意，根據原文描述，應指具有不對稱的兩大螯，因此容易向一邊傾斜。背甲紅黑色，眼後具小白點，心區具一對白點；腹面乳白；大螯為帶紅的灰色，指節灰色。不同族群的背甲，其紅黑的形式變異很大。

僅分布於美洲東側的加勒比海一帶。與方形地蟹關係密切，推測與中美洲隆起所造成的隔離有關。棲地多在沙灘上方的乾旱地，且鄰近低矮小丘，高於高潮線約6~9公尺。附近有不同的海岸植被，包括椰子樹、牽牛花。棲地上並無滯留的水，但相當潮溼。密度調查方面，墨西哥大陸為每平方公尺0.5~1.0隻。平時活動多在白天，覓食時段約在上



圖12 側身地蟹(*Gecarcinus lateralis*)，僅分布於加勒比海一帶，體型中等。(O. Mengedoht 攝)

午7~11時。生殖季時有明顯集體遷移至海濱的行為，與關氏圓軸蟹類似，潮上帶或高潮間帶的族群，分別會在每月或每半個月時，集體遷移至海濱釋幼。本種的釋幼時間大約是在大潮夜晚的前半夜。

13. *Gecarcinus quadratus* Saussure, 1853

方形地蟹

方形地蟹(圖13)為中型地蟹類，甲寬可達6公分。種名意為「方形的」，形容其背甲較為四方形。背甲帶紅褐色，心區具兩個白斑，腸區橙紅；大螯淡紫色調；第三顎足長節淡黃；腹面污白色。

分布於美洲西側，從墨西哥到祕魯，與分布在美洲東側的側身地蟹關係密切。棲息於沙灘高潮線以上約1.5~15公尺遠的潮溼森林或紅樹林區域，附近長有濃密的低矮植被或碎屑(例如椰子殼、棕櫚葉)。哥斯大黎加大陸的研究，發現族群密度高達每平方公尺6隻之多，啃食部分當地植物的幼苗與種子，因此影響植被群落的結構。其餘美洲大陸的調查則有最高2.5隻、以及0.8~3.3隻的紀錄。傾向於夜行性活動。

14. *Gecarcinus ruricola* Linnaeus, 1758)

鄉野地蟹

鄉野地蟹(圖14)是最早被描述的地蟹科成員，由分類學始祖林奈於1758年所發表的，原來的屬名為「*Cancer*」，其實當時所有蟹形的十足甲殼類都歸類於此屬，後來才將之限縮種類，也就是現在我們所稱的「黃道蟹」。種名意思是「鄉村、野外」，原義應指海岸鄉村常見的陸蟹。

甲寬最大可達12公分，雄蟹略大於雌蟹半公分左右。根據地蟹專家哈特諾爾(R. Hartnoll)的研究，其成長相當緩慢，估計長到5公分甲寬約需4~5年之久，而7~10公分甲寬可能已有10~15歲；他並推測其他地蟹類的成長速率也是類似的。身體與步足常為黑色，並具有紫色調；背甲後緣具小黃點；步足末兩節紅色；腹面淡黃帶紫色；老個體顏色變淡。



圖13 方形地蟹(*Gecarcinus quadratus*)，廣泛分布於美洲西側，與側身地蟹的親緣關係緊密。(A. Anker 攝於巴拿馬)



圖14 鄉野地蟹(*Gecarcinus ruricola*)，分布於加勒比海一帶，體型巨大。是第一種被描述的地蟹類，由林奈所命名。(R. Hartnoll 攝)

僅分布於美洲東側的加勒比海一帶。棲息於海岸附近，挖掘淺洞，洞穴斜行，一般在樹下或大石塊邊緣；附近也同時棲息著側身地蟹。在較大的島嶼，有時會出現在海岸旁的山坡峭壁上，甚至高達500公尺處，且距離海邊可達數公里之遠。生殖季時有明顯的集體遷移行為。大量補充的稚蟹(甲寬約0.35公分)，登陸時間約在六月初；半年之後，甲寬僅達0.9~1.2公分。幼蟹常大量聚集在高潮線上，但第二或第三次脫殼後就往內陸遷移。與其他地蟹類比較，此蟹的習性較為隱蔽。

哈特諾爾估計在加勒比海聖卡塔利娜(Santa Catalina)島上的族群，每平方公尺約0.4隻成體。其他加勒比海島嶼的研究方面，面積17平方公里的普

羅維登西亞(Providencia)島有300萬隻，密度為0.22隻；面積26平方公里的聖安德里斯(San Andres)島僅有80萬隻，密度為0.08隻。後者的族群明顯縮減，推測是受到環境開發與人為捕抓所導致的。

Gecarcoidea H. Milne Edwards, 1837

仿地蟹屬

仿地蟹屬的屬名源自美洲的地蟹屬(*Gecarcinus*)，字尾變化是「類似」之意。本屬蟹類也是陸化程度最高的一群，分布較侷限於印度洋東側與西太平洋，最東僅到斐濟(Fiji)一帶。本屬目前有3種。

15. *Gecarcoidea humei* (Wood-Mason, 1873)

休氏仿地蟹

長久以來，學者認為仿地蟹屬僅包含兩個種，即拉氏仿地蟹與聖誕仿地蟹。筆者於2011年參與新加坡大學團隊在聖誕島所進行的調查，並以分子技術分析所採集的少量紫色標本，加上國家公園人員所拔取的紫色個體步足，結果顯示內含兩種的仿地蟹，一種是普通的拉氏仿地蟹，另一種為後來確認僅產於東印度洋的休氏仿地蟹(圖15)。由於形態類似，加上均為紫色體色，休氏仿地蟹多年來都被認為是拉氏仿地蟹，因此須將此種名加以復活。最新出版的「聖誕島蟹類」(*Crabs of Christmas Island*, 2012)



圖15 休氏仿地蟹(*Gecarcoidea humei*)，僅分布於東印度洋一帶，過去均認為是拉氏仿地蟹的同物異名，目前已恢復其地位。圖為產於泰國西側西密蘭(Similan)島的個體。(H. H. Tan 攝)

一書，已將此種列入。也就是聖誕島同時具有3種仿地蟹屬的成員，其地理分布相當特殊。

體型巨大，甲寬可達15公分。種名源自採集者「Allan O. Hume」。顏色雖為紫色，但帶棕色，可藉此與拉氏仿地蟹區分。分布於印度洋東部一帶，應屬普遍種，但在聖誕島數量不多。相關的生態資料較少，在聖誕島可在海岸林附近發現到。

16. *Gecarcoidea lalandii* H. Milne Edwards, 1837

拉氏仿地蟹

拉氏仿地蟹(圖16)，屬於大型地蟹類，甲寬可達16公分，最小抱卵雌蟹約為4公分。種名源自採集者「de Lalande」(或作 Delalande、de la Lande)，因此中文稱為拉氏仿地蟹；俗稱紫地蟹，乃依據體色而稱之。體色為深紫色，大螯淡紫色，兩指白色。

廣泛分布於西太平洋一帶，最東可達斐濟；東印度洋的聖誕島也有少數個體；臺灣在本島、離島等多處均可發現到。棲地主要為岩礁岸或海岸林附近，棲息的洞穴內乾燥無水，水分多來自露水、雨水、土壤中的水分；雨後也常在洞外遊蕩。根據康柏斯(Christian Combs)等人的生理研究，平時或乾燥時，拉氏仿地蟹喜歡浸泡於淡水中，讓水分直接進入鰓腔；但不常採用喝水的策略，此與聖誕仿地蟹喜歡喝水的行為不同。劉烘昌等人在臺灣恆春半島



圖16 拉氏仿地蟹(*Gecarcoidea lalandii*)，廣泛分布於西太平洋，臺灣各處海岸常見。攝於臺東綠島。

的研究，發現拉氏仿地蟹的生殖季為六至十月，約在下弦月時釋幼。部分個體的釋幼行為與一般陸蟹類似，即進入水中釋放幼體；但有部分雌蟹會攀爬至垂直岩壁處，將卵團直接丟入海水，雌蟹並不接觸海水，推測可降低雌蟹的死亡率。

17. *Gecarcoidea natalis* (Pocock, 1888)

聖誕仿地蟹

聖誕仿地蟹(圖17)是全世界最有名的地蟹類，特別是每年年底的百萬紅軍集體大遷移，是地球上動物遷徙的壯觀景象之一！如此出名的蟹類，乃大英自然史博物館波卡克(Reginald Innes Pocock)在1888年最早命名的，觀察的標本則是由李斯特(J. J. Lister)採集，且是甲寬不到2公分的幾隻幼蟹！加上早期資訊流通不足，歷史上也曾把此種認定是拉氏仿地蟹。任職於大英博物館的安德魯斯(Charles William Andrews)，則是最早發現並描述其集體遷移行為的學者；此外，他還認為此蟹挖洞穴居、翻鬆表土、吞食落葉腐植質的行為，取代了蚯蚓在聖誕島森林生態中的角色！

成體的甲寬可超過12公分，體重也超過半公斤。希克斯(John Hicks)研究聖誕仿地蟹的補充群稚蟹，發現在3年後，甲寬僅達2.8~3.3公分，顯示其成長是緩慢的。通常雄蟹大於雌蟹，雌蟹大螯也較小。全體呈火紅色，背甲具黑、白色的斑塊，有時可發現黃色或橙色個體。

本蟹僅分布於印度洋東側的聖誕島，較西側的科科斯(基林)島(Cocos (Keeling) Islands)也有分布。種名為「聖誕」之意，表示標本採自聖誕島。聖誕島全島均可發現，從海岸線到最高處均有，數量較多的地方仍是雨林潮溼處。棲地多樣性高，甚至包括海岸的石灰岩處與住家庭院，但不會出現在雨林被砍伐的清除區域，以及磷酸鹽礦場。

此蟹是森林底層的優勢消費者，主要為覓食種子、幼苗、落葉。由於在島上分布廣，且數量龐大，



圖17 聖誕仿地蟹(*Gecarcoidea natalis*)，是最有名的地蟹類，每年一次的生殖大遷移，場面相當壯觀。

是聖誕島雨林生態系統中相當重要的成員。習性與其他地蟹類不同，此蟹屬於日行性的，白天十分活躍，是否出洞活動則與溼度有關。根據澳洲學者格林(Peter Green)的研究，相對溼度低於77%並不出洞，高於87%才開始有低活動力，最活躍為95%。乾季時通常躲藏於洞內，一旦雨季來臨則表現出相當高的活動力。夜晚幾乎不活動。

一年一度的遷移，均與雨季的開始有密切關連，但由於每年雨季開始的時間不一，因此民眾要到聖誕島參觀陸蟹的遷徙，必須留意聖誕島國家公園網站的公告。螃蟹遷移時，由島中央的森林出發，螃蟹則蜂擁的走向海濱，通過民宅、學校、道路，當地居民早已習以為常。國家公園會將部分道路暫時封閉，減少被車輛輾斃造成的傷亡。有相當多的研究探討此蟹的集體生殖遷移，特別是其遷移為每年一次，此與大多數陸蟹的釋幼不同，釋幼時間則為下弦月。過程簡述如下。

年底(約十一月~十二月)雨季開始，成熟雌雄蟹(四歲以上)集體遷移至海濱後，先浸泡海水補充水分，然後回到岸上，雄蟹挖掘洞穴，並與雌蟹交配，之後雄蟹再次到海中補充水分，接著返回森林，雌蟹留在洞內孵育受精卵約12~13天，抱卵量約十萬顆，約十二月~一月卵成熟，在下弦月的黎明前的高潮時，雌蟹會釋放卵，然後返回森林。卵一接觸海水

則立刻變成溞狀幼體，在海洋中變態發育約一個月，成為大眼幼體後，會聚集於水邊，3~5天後離水，脫殼成稚蟹，開始向內陸遷移，甲寬小於3公分的幼蟹通常躲在地下，趁下雨時才繼續往內陸前進。

根據1980和1990年代的估算，聖誕島面積僅135平方公里，但全島的族群量可達一億兩千多萬隻，密度為每平方公尺1.2~1.7隻，也有2.5隻的估算；但2012年的估算，族群卻減少了一半，僅剩五、六千萬隻。主要原因為外來種螞蟻的攻擊，黃色瘋狂蟻(yellow crazy ant)(又稱長足捷蟻*Anoplolepis gracilipes*)原產於非洲，約70年前入侵聖誕島，但到了1990年代中期族群遽增，不但攻擊捕食陸蟹，也威脅島上的脊椎動物與無脊椎動物，因此生態系受到很大的影響。估計從1995年開始，黃色瘋狂蟻已經殺死了1000萬~1500萬隻的聖誕仿地蟹，約佔整個族群的四分之一到三分之一！

Johngarthia Türkay, 1970

強蓋蟹屬

本屬取名自美國甲殼類學家一強·蓋司(John S. Garth)，以表彰他在印度—西太平洋蝦蟹研究上的貢獻，中文譯為「強蓋蟹」。其原先的分類地位為地蟹屬的強蓋蟹亞屬，後來才提升為屬，但與地蟹屬的關係十分密切，習性也類似，都具有最高的陸化程度。本屬蟹目前共有5種，僅分布於美洲東西兩側，東側則延伸至西非洲，通常棲息於海島上，較少發現於大陸。

18. *Johngarthia cocoensis* Perger, Vargas & Wall, 2011 科科強蓋蟹

科科強蓋蟹(圖18)是本屬最新發表的種類，僅發現於中美洲西側的「科科島」(Isla del Coco)，此即為其種名。本種之前被認為是廣布的扁平強蓋蟹，目前則確認為新種。

甲寬可達11公分。成體背甲紅棕色，背甲凹窩處乳白色；年輕個體背甲暗紫棕色，背甲凹窩處白；大螯、步足帶紅色，指尖白。

產地科科島位於哥斯大黎加南岸外約550公里處，面積約24平方公里，目前認定是世界自然遺產。由於本島還有另一種厚重圓軸蟹，推論是由於此島嶼具有挖洞所需的土壤，加上熱帶雨林提供遮蔽，因而造就出特殊的環境。附近的克利珀頓(Clipperton)與馬爾佩洛(Malpelo)兩島嶼，均缺乏土壤，僅有稀疏植被，分別有扁平強蓋蟹與馬爾佩洛強蓋蟹，並未發現厚重圓軸蟹。



圖18、科科強蓋蟹(*Johngarthia cocoensis*)，僅發現於中美洲西側的「科科島」，相關生態資料不多。(M. Pascal & M. Montoya 攝)

19. *Johngarthia lagostoma* (H. Milne Edwards, 1837) 兔口強蓋蟹

兔口強蓋蟹(圖19)屬於大型蟹，甲寬可達12公分。種名意思為「兔子般的口」，也就是其嘴部的裂痕像是兔子的口。哈特諾爾(R. Hartnoll)研究英屬阿森松島(Ascension)的族群，與前人研究相似，體色可分兩大類型。大多數為一致的亮黃或亮橙色；其餘個體則是暗紫色，大螯腕節與長節下方、步足關節附近為白色；但仍有少數個體為中間型體色。由於此蟹大多為夜行性，體色可能不是很重要，但有時白天仍活躍，特別是生殖遷移時。大個體被捕食的情形不嚴重，但由於海邊可見到許多熱死的個



圖19、兔口強蓋蟹 (*Johngarthia lagostoma*)，分布於南美洲東側島嶼，體型巨大，圖為阿森松島的兩種顏色型式。(R. Hartnoll 攝)

體，因此推論較淡的體色可以減少熱的傷害，因而在族群中保留此類型。

本種蟹侷限於南美洲的東側島嶼，並延伸至大西洋中部的阿森松島，相關的研究，也以此島較為深入。阿森松島的面積約97平方公里，最高峰超過海拔800公尺，位於大西洋中央，距西非1500公里，距巴西2000公里。在阿森松島上，此蟹多棲息於海拔200公尺的高處。在巴西外海的特林達迪 (Ilha Trindade) 島上，也多棲息於島的高處有植被處，挖洞於石頭下，洞深約1公尺，洞內潮溼，夜晚可凝結水分，曾見此蟹在清晨飲用露水。

食性部分，此蟹一般較喜食植物，也見過牠們捕食雛鳥與鳥蛋，以及剛孵化的幼海龜。在阿森松島的研究顯示，雌雄大約甲寬6~7公分就成熟，具有明顯的年度性生殖遷移，時間約一到五月，高峰多

為三月，此與雨季符合。遷移的強度每年不同，但似乎與降雨無明顯的關連。雌蟹抱卵量平均約7萬2000多顆卵，最多可多於10萬顆。

20. *Johngarthia malpiliensis* (Faxon, 1893)

馬爾佩洛強蓋蟹

馬爾佩洛強蓋蟹(圖20)雖然在1893年就已發表，但學者多半認為是扁平強蓋蟹的同物異名，直到1970年才認為是正式の種類。然而此島為地處偏遠的無人島，相關的生物學一直缺乏，直到2008年才有學者羅培茲-維多利亞 (M. López-Victoria) 登島深入研究。

馬爾佩洛強蓋蟹屬於中型蟹類，甲寬可達8公分，重約180克。基本上，此蟹的形態、大小、生物學，與近親種扁平強蓋蟹十分接近，後者的橘紅色較濃密。

本種蟹類僅發現於馬爾佩洛 (Malpelo) 島，種名也取自島名，是中南美洲哥倫比亞西側的小島，距離



圖20、馬爾佩洛強蓋蟹(*Johngarthia malpilensis*)，僅發現於哥倫比亞的馬爾佩洛島，體型中等。(M. López-Victoria 攝)

本土約380公里，面積僅1.2平方公里，最高海拔為300公尺；島上降雨量豐富，溼度高，然而植被稀疏，幾乎均為岩石底質；目前為世界自然遺產。全島均可發現此蟹，多棲息於岩石裂縫或中空處。一般地蟹類對洞穴有中度的忠誠度，活動多半在洞穴附近；然而此蟹傾向於遊蕩，無特定的活動範圍。

每平方公尺的密度，成蟹0.46隻，幼蟹0.55隻，合計1.1隻，因此估算全島的族群量約為83萬隻，生物量約30噸。黃昏到黎明的活動力最高，正午最低。此蟹有時會被蜥蜴或候鳥捕食。由於具有狼吞虎嚥的雜食性，加上族群龐大，所產生的排泄物對於缺乏土壤的馬爾佩洛島而言，是十分重要的物質；由於螃蟹持續的啃食，因此缺乏較高大的植被；與其他地蟹類似，都會影響植物幼苗的補充，因此此蟹為本島食物網中相當重要的成員之一。生殖季也在雨季時，但未發現有集體遷移的現象。

21. *Johngarthia planata* (Stimpson, 1860)

扁平強蓋蟹

扁平強蓋蟹(圖21)屬於中大型蟹類，甲寬達10公分，種名意思是「扁平的」，形容其背甲。身體與步足通常為橘紅色；步足尖端暗紅；大螯尖端乳白，帶有小棕色斑點。

廣布於中美洲西側的島嶼，棲息於高潮線以上的岩礁區域，常住在植物根部或軟土中，附近常有

海岸植被；有時會出沒在海拔120公尺的地區。成蟹常挖掘淺洞，幼蟹則多隱藏於裂縫等小空間內，洞內無水。雖然分布較為廣泛，一般僅出現在遠離中美洲大陸的島嶼上，近年來則在近岸的小島發現過，但仍未出現在大陸。根據研究，此蟹雖然常被陸鳥所捕食，但大陸地區有更多種類的捕食者，這可能是其不分布在大陸的原因之一。棲息於大陸的方形地蟹，則已經適應該地高度的捕食壓力。

根據法屬克利珀頓(Clipperton)島的研究，該環礁的族群極大，1968年的估計有超過1,100萬隻，密度可達每平方公尺6隻之多；2005年則只剩120多萬隻，主要是因為植被減少，加上引入鼠類所導致的。產生高密度的原因，格林(P. Green)認為與缺乏競爭者、代謝率低、能進食低營養的落葉過活等因素有關。墨西哥索科羅(Socorro)島的研究則為每平方公尺0.4~0.8隻。每日的活動受到植被的影響，在濃密植被處，整天都能活動，因此可在白天發現得到。

22. *Johngarthia weileri* (Sendler, 1912)

韋氏強蓋蟹

韋氏強蓋蟹(圖22)目前是資訊最少的地蟹科成員，甲寬達6公分。種名源自採集者「J. Weiler」。背甲褐色或紫褐色；大螯掌節、兩指淡色；步足指節紅色。

分布於西非的幾內亞灣(Gulf of Guinea)，多棲息於離岸的島嶼，例如聖多美(São Tomé)(距大陸255公里)與普林西比(Príncipe)(距大陸220公里)，但沿岸也有發現過。在聖多美島，還分布著另一種地蟹類—武裝圓軸蟹。

結語

地蟹科蟹類是短尾甲殼類演化上的一個極端，可說是海洋物種的陸化極限，雖然不若陸封型淡水蟹已能完全脫離海洋，成體卻已經完全適應於陸域的環境，包括形態、生理、行為等方面。地蟹類在生態



圖21 扁平強蓋蟹(*Johngarthia planata*)，廣布於中美洲西側的島嶼，部分島嶼的種類則被認為不同種類。(M. López-Victoria 攝)

系中佔有相當重要的地位，特別是人為干擾較小的海島，例如我國東沙島的兇狠圓軸蟹。其雜食的習性，除在食物網中扮演清道夫的角色之外，也擔負著傳播海岸植物種子的媒介，數量龐大的地蟹，更直接影響當地植物群落的結構。

包括地蟹類在內的廣義陸蟹成員，其陸域的棲息環境，靠近人們的生活圈，若海岸附近的生態惡化，也暗示著我們周遭環境並不健康，且已有多項研究顯示陸蟹是良好的生態指標物種。很明顯的，保護陸蟹以及其棲地，也直接或間接維持了我們的居住品質。部分國家甚至投入大量經費進行保育，藉此發展深度旅遊，讓經濟與保育得以並存。

事實上，生物多樣性並非只是短視的停留在對人類有沒有眼前的好處而已，它還有著藝術與人文的精神層面，更有著自然界物種在地球上的生存權力，特別是這群早在人類演化之前就立足於海岸的



圖22 韋氏強蓋蟹(*Johngarthia weileri*)，分布於西非幾內亞灣一帶，多棲息於島嶼。(A. Anker 攝於聖多美島)

住民。當人們在海岸溼地上駐足，欣賞夕陽餘暉映照在海面的美景，周遭有體型碩大的陸蟹們在岸上徐徐漫步，這種與大自然合一的境界，相信將有助於提升我們的心靈層次！若真要講有沒有用的話，這不也是一個生物多樣性的用處嗎？